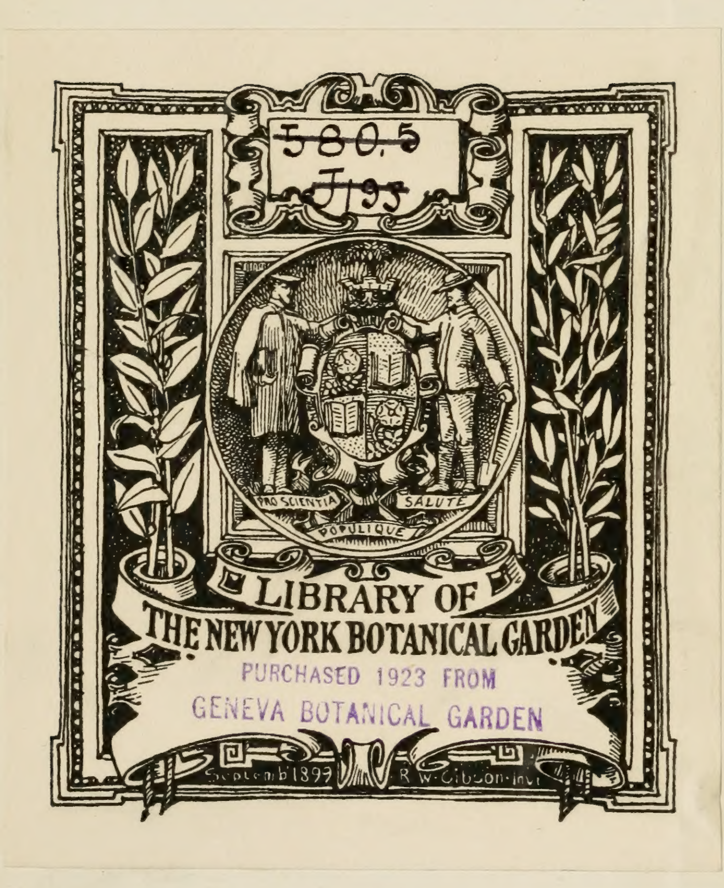
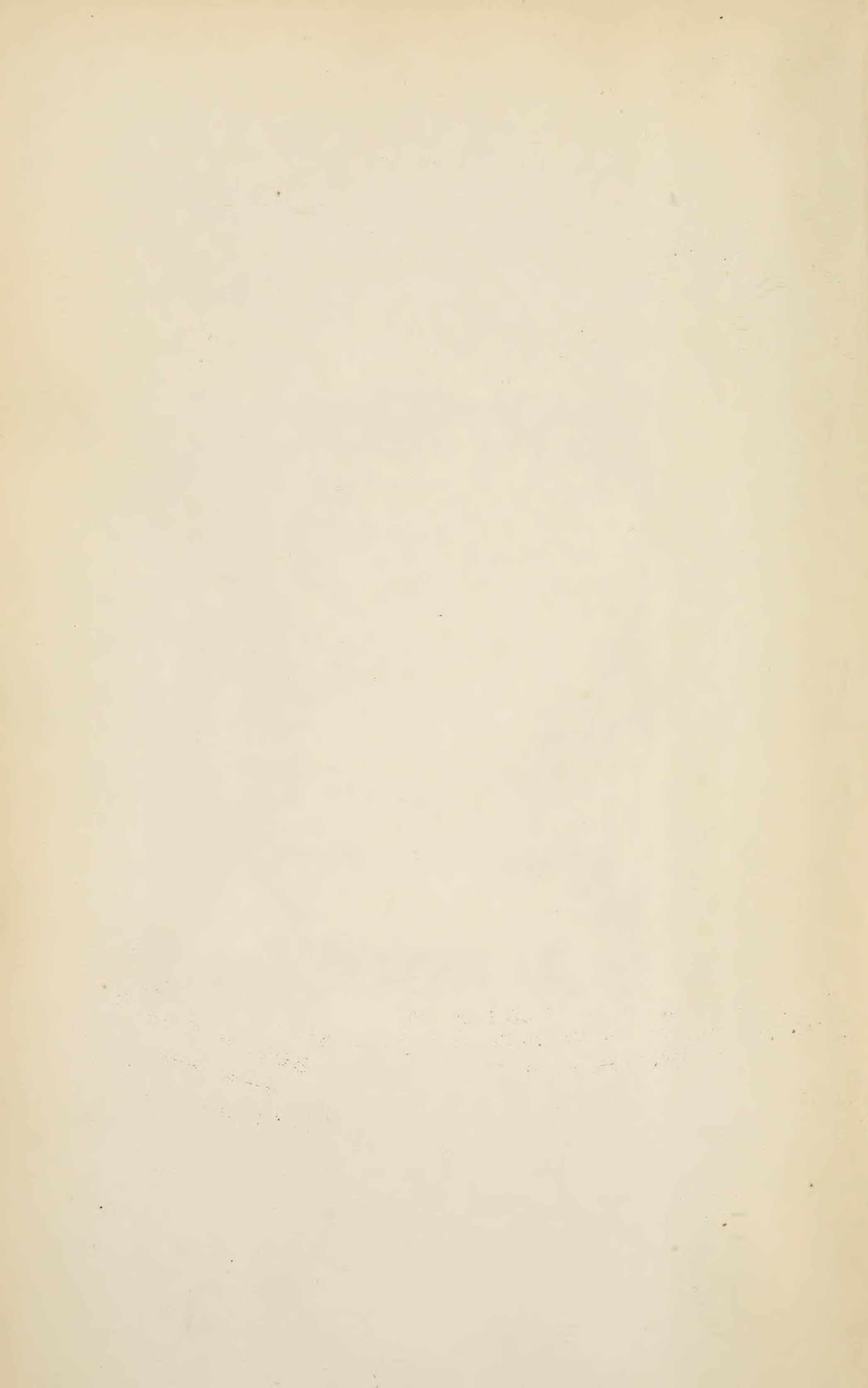



580.5
J195
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
Septemb 1899
R. W. Gibson. Inv.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Achtundvierzigster Band

Mit 11 Tafeln und 88 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1910

Druck von E. Buchbinder, Neuruppin.

Inhalt.

Heft 1; ausgegeben im Juli 1910.

Heft 2; ausgegeben im September 1910.

Heft 3; ausgegeben im Oktober 1910.

Heft 4; ausgegeben im November 1910.

Heft 5; ausgegeben im Dezember 1910.

Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.



Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie.

Von

Hans Kniep.

Mit 6 Textfiguren.

I. Einleitung. Historisches.

Unsere Kenntnisse von den geotropischen Reizvorgängen haben in den letzten Jahren wichtige Fortschritte aufzuweisen. Nicht nur über den äußeren Verlauf der durch die Schwerkraft ausgelösten Krümmungsbewegungen sind wir jetzt genauer unterrichtet; wir beginnen auch, wenngleich langsam, einen Einblick in die äußerst verwickelten Vorgänge, welche der sichtbaren Reaktion vorausgehen, zu gewinnen.

Fast durchgehends hat man radiäre Organe zur Untersuchung gewählt, begreiflicherweise deshalb, weil sie die relativ einfachsten Verhältnisse zeigen. Über das Verhalten der dorsiventralen Organe der Schwerkraft gegenüber, vor allem der Laubblätter, liegen recht wenige eingehendere Untersuchungen vor. Vielleicht mag der Grund dafür zum Teil in der hohen Kompliziertheit der sich hier darbietenden Erscheinungen liegen. Andererseits läßt die Analyse gerade bei den Laubblättern viele interessante Ergebnisse erwarten, welche den Versuch, die zahlreichen Fragen, die sich dem Beobachter aufdrängen, der Lösung näher zu bringen, auch vom allgemein physiologischen Standpunkte aus als gerechtfertigt erscheinen lassen.

In mehr als einer Beziehung weichen die dorsiventralen Organe von den radiären in ihrer Beeinflussung durch die Schwerkraft ab. Das zeigt schon die oberflächliche Beobachtung. Dieser Umstand schließt zugleich die Warnung in sich, bei der Beurteilung der

Schwerkraftwirkung auf Laubblätter von Analogieschlüssen auszugehen auf Grund der Erfahrungen, die bei der Untersuchung radiärer Organe gewonnen worden sind. Wie verkehrt das wäre, das wird sich beispielsweise zeigen, wenn wir später das Verhalten der Laubblätter an der gleichmäßig rotierenden Achse des Klinostaten zu behandeln haben werden. Erst nach Klarstellung der besonderen Verhältnisse wird also daran gedacht werden können, festzustellen, was das Gemeinsame in den physiologischen Eigenschaften der radiären und dorsiventralen Organe ist.

Die ersten ausgedehnteren Versuche über Blattbewegungen, die durch äußere Einflüsse veranlaßt sind, hat m. W. Bonnet (1758) angestellt. Seine Abhandlung enthält verschiedene Angaben, die für eine Abhängigkeit der Blattbewegungen von der Schwerkraft sprechen. Wenn ihm selbst diese Deutung nicht nahe lag, so ist dies nicht zu verwundern angesichts der Tatsache, daß seine Schrift fast 50 Jahre vor den grundlegenden Untersuchungen Knights (1806) erschienen ist. Knight scheint zu seinen Versuchen nur radiäre Organe verwendet zu haben, wenigstens finden sich in seiner Arbeit keine Angaben über die Richtungsbewegungen von Blättern oder anderen dorsiventralen Organen. Der erste, der das geotropische Verhalten der Blätter studiert hat, ist Dutrochet (1837). Er stellte fest, daß man hier ebenso wie bei parallelotropen Organen die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann, und fand, daß Blätter, auf einer schnell rotierenden Scheibe angebracht, sich senkrecht zur Kraftrichtung, die Oberseite dem Rotationszentrum zugekehrt, einstellen.

Die Grundlage unserer gegenwärtigen Kenntnisse über die Richtungsursachen plagiotroper Organe bilden ohne Zweifel die Untersuchungen von A. B. Frank (1870). Uns interessieren hier in erster Linie die Beobachtungen, die er an Blättern gemacht hat. Wie Frank gezeigt hat, können sich Laubblätter, ähnlich wie wir das von kriechenden Stengeln wissen, der Schwerkraft gegenüber verschieden verhalten. Viele sog. Erdblätter z. B., die eine ausgeprägte transversalheliotropische Reaktion zeigen, richten sich bei Verdunkelung senkrecht auf, sind also negativ geotropisch. Das wurde u. a. festgestellt für die Erdblätter von *Rumex conglomeratus*, *Capsella Bursa pastoris*, *Plantago media* und *lanceolata*, *Primula elatior*. Etwas abweichend verhalten sich die Erdblätter von *Allium ursinum*, die im Dunkeln zwar das Bestreben zeigen, in die normale Horizontallage einzurücken (morphologische Unterseite

zenithwärts gewandt), doch gelingt ihnen das meistens nur mangelhaft, da die Bewegungen im allgemeinen viel weniger ausgiebig sind als unter gleichsinniger Mitwirkung des Lichts. Andere Blätter, so diejenigen vieler Laub- und Nadelbäume, stellen sich im Dunkeln horizontal, sind also nach der von Frank geschaffenen Bezeichnung transversalheliotropisch. Bei künstlicher Entfernung aus ihrer normalen Lage können sie diese sowohl durch Krümmungen, als auch — wo Konvex- oder Konkavkrümmung allein nicht zum Ziele führt — durch Torsionen wiedergewinnen. Besonders gut ließ sich der Transversalgeotropismus der Blätter an verdunkelten Zweigen von *Tilia grandiflora* nachweisen. Die Blätter anderer Laubhölzer, z. B. von *Acer obtusatum* und *Spiraea hypericifolia* zeigen im Dunkeln nur unvollständige Reaktion, die sich auch nur auf die jüngeren Blätter erstreckt, während im Licht auch noch ältere der Bewegung fähig sind. Als allgemeines Ergebnis seiner Untersuchungen stellt Frank den Satz auf, daß die beschriebenen Orientierungsbewegungen das Vorhandensein von Wachstumsfähigkeit zur Voraussetzung haben; da sich seine Studien nicht auf die mit Gelenken versehenen Blätter beziehen, so ist diese Folgerung auch ganz gerechtfertigt. Eine andere Frage ist die, ob die geotropischen Reaktionen vieler Objekte im Dunkeln infolge einer Störung des Wachstums so unvollkommen sind, oder ob diese Pflanzen an sich eine schwache geotropische Empfindlichkeit besitzen. Hierüber geben uns die Befunde Franks ebensowenig Aufschluß wie über die Frage, inwieweit beide Erscheinungen — Wachstum der Blätter bezw. Blattstiele und geotropische Reizbarkeit — durch das Licht beeinflußt werden; ob vielleicht bei Belichtung unter Ausschluß heliotropischer Krümmungen[1]) die geotropischen Effekte andere sind als im Dunkeln. Das transversalheliotropische Verhalten von Blättern, die im Dunkeln sich als negativ geotropisch erweisen, faßt allerdings Frank so auf, daß das Licht die Schwerkraftwirkung überwindet. Wenn auch diese Annahme für Frank bei vorurteilsloser Betrachtung der vorliegenden Tatsachen vielleicht die nächstliegende war, so ist sie doch

1) Welche Versuchsanordnung nötig ist, um dorsiventrale Organe zu beleuchten, ohne daß heliotropische Krümmungen auftreten, kann hier noch nicht erörtert werden. Bemerkt sei nur, daß dies durch allseitige, diffuse Beleuchtung natürlich nicht erreichbar ist. Ob es überhaupt möglich ist, geotropische oder andere Reaktionen bei Beleuchtung und Ausschluß des Heliotropismus rein zum Ausdruck zu bringen, wird außerdem davon abhängen, ob das betr Organ photonastisch reagiert oder nicht.

nicht die einzig mögliche. Seitdem wir durch Stahl (1884) wissen, daß bei gewissen Rhizomen die geotropische Stimmung durch Licht verändert werden kann, ist auch diese Möglichkeit in Betracht zu ziehen. Für Blätter liegen hierüber bislang keine entscheidenden Untersuchungen vor. Wie bekannt, glaubte de Vries (1872) für die Richtung von Blättern und nicht vertikalen Sprossen in dem Zusammenwirken verschiedener Ursachen (negativer Geotropismus, Heliotropismus, Epinastie bezw. Hyponastie, Belastung) eine ausreichende Erklärung gefunden und die Interpretation, die Frank seinen Versuchen gegeben hatte, als hinfällig erwiesen zu haben. Die weitere Entwicklung der Wissenschaft hat Frank gegenüber de Vries im wesentlichen recht gegeben. Es kann daher hier auf eine Einzelbesprechung der de Vriesschen Ergebnisse verzichtet werden. Schon die Argumente, die Frank in seiner zweiten, die Sache betreffenden Publikation (1873) geltend gemacht hat zur Frage über den Transversalgeotropismus und -Heliotropismus, sind so überzeugend, daß an der Irrigkeit der Grundanschauung von de Vries, namentlich was die Bedeutung der Belastung betrifft, kaum gezweifelt werden kann[1]. Auch die Entgegnung von de Vries (1872) hat daran nichts ändern können. Nichtsdestoweniger möchte ich die Arbeit von de Vries (1872) nicht übergehen, ohne auf einige darin angegebene Versuche hingewiesen zu haben, die für die hier zu behandelnden Fragen von Wichtigkeit sind. Sie stehen in Zusammenhang mit der Erscheinung der Epinastie, einem Begriff, den de Vries von Schimper (1854) übernommen hat, aber in einem anderen Sinne als dieser gebraucht. De Vries versteht darunter die sich bei bilateral-symmetrischen Organen (z. B. Blattstielen und Blattrippen) findende Erscheinung, die darin besteht, daß die morphologische Oberseite eine stärkere Wachstumstendenz besitzt als die Unterseite und somit Konvexkrümmung die Folge ist. Wie aus verschiedenen Stellen seiner Arbeit hervorgeht, betrachtet de Vries diese Epinastie (ebenso die Hyponastie, welche sich bei anderen Pflanzen findet) offenbar als autogene Eigenschaft der betreffenden Organe. Wenn er uns hierfür, wie wir später sehen werden, den exakten Beweis auch schuldig geblieben ist, so ist es doch sein Verdienst, auf die Be-

---

1) Übrigens hat bereits Bonnet (1758, Deutsche Übers. 1803, S. 61) Versuche mit untergetauchten Blättern gemacht und berichtet, daß sich dieselben ebenso wie in der Luft verhalten.

deutung der Tatsache selbst hingewiesen zu haben. Von Interesse ist ein Versuch, in dem diese Epinastie besonders deutlich zum Ausdruck kommt. De Vries legte Blattstiele und -Rippen horizontal auf die Seite, so, daß die Medianebene des Blattes horizontal liegt. Es tritt dann Aufwärtskrümmung auf, die aber nicht in vertikaler, sondern in einer mehr oder weniger zur Vertikalen geneigten Ebene erfolgt. In dieser Neigung spricht sich die Wirkung der Epinastie aus, welche, wenn sie rein zum Ausdruck käme, eine Krümmung in der Horizontalebene hervorbringen würde, in dem Versuche sich aber mit der das Organ aufrichtenden Wirkung der Schwerkraft kombiniert. In dem Kapitel, welches vom Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung bei dorsiventralen Organen handelt, wird sich Gelegenheit bieten, auf diesen Versuch zurückzukommen. Im Anschluß an Czapek (1895, S. 1236) wollen wir ihn den de Vriesschen Flankenstellungsversuch nennen.

Ganz ähnliche Versuche teilt auch Sachs in seiner wichtigen Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile (1879) mit. Zwar beschäftigt sich diese Abhandlung nicht mit den Reaktionen der Laubblätter, doch ist sie für uns darum nicht weniger von Bedeutung, denn sie bringt, wenn wir von Franks Beobachtungen (1870) absehen, die ersten eingehenden Untersuchungen über die Orientierung der *Marchantia*-Sprosse, die sich in vieler Beziehung ähnlich wie die Blätter höherer Pflanzen verhalten. Auch die Beobachtungen am Epheu und an *Tropaeolum* ergaben vieles, was für die allgemeine Reizphysiologie der plagiotropen Organe von größtem Interesse ist. Was den oben erwähnten Epinastieversuch anlangt, so zeigte Sachs, daß die Oberseite plagiotroper Epheusprosse, die im Dunkeln in Flankenstellung gebracht werden, sich konvex krümmt. Besonders deutlich ließ sich der Versuch mit horizontal wachsenden Sprossen von *Atropa Belladonna* ausführen. Es handelt sich beim Epheu um eine durch das Licht induzierte, labile Dorsiventralität. Insofern ist die epinastische Krümmung, wie Sachs (1879, S. 264, Anm. 1) mit Recht bemerkt, eine Nachwirkung des Lichtes. Sehr wahrscheinlich, wenngleich nicht streng bewiesen ist es, daß Photonastie vorliegt (vgl. auch Czapek (1898, S. 259).

Bei Seitenzweigen, auf welche das Licht einen derartigen Einfluß nicht oder nicht in dem Maße hat, und wo möglicherweise irgendwelche von der Achse höherer Ordnung ausgehende Wirkungen die Reizstimmung der Oberseite beeinflussen, konnte be-

kanntlich Baranetzky (1901) zeigen, daß sie sich ebenfalls im Dunkeln, bei Rotation um die horizontale Achse des Klinostaten epinastisch krümmen. Wenn man diesen Versuch meist so gedeutet hat, daß hier Autotropismus vorliege, so möchte ich schon hier darauf hinweisen, daß uns die vorliegenden Tatsachen dazu nicht zwingen. Es könnte sich auch um Geotropismus (der infolge einer eventuell vorhandenen Dorsiventralität am Klinostaten zum Ausdruck kommen könnte) oder um Geonastie handeln[1]). Eine nähere Begründung hierfür wird erst später (Abschnitt VII) gegeben werden können.

Der Plagiotropismus des *Marchantia*-Thallus ist bekanntlich nach Sachs als die Resultierende dreier Faktoren aufzufassen: des negativen Geotropismus (der im Dunkeln die Senkrechtstellung der Thalluslappen bewirkt), des positiven Heliotropismus und der (Photo-)Epinastie. Den Frankschen Begriff des Transversalheliotropismus verwirft Sachs. Zu einer exakten Begründung seiner Auffassung reichen indessen, wie Sachs übrigens selbst andeutet, die von ihm angestellten Versuche nicht aus. Er hebt mit Recht hervor, daß hierzu genaue Kenntnis der Erregungsgrößen der einzelnen, zusammenwirkenden Reizvorgänge Voraussetzung wäre. Diese hängen nun von der Intensität des Reizes, der Reizlage und der jeweiligen Reizstimmung des betr. Organs in bestimmter Weise ab. Da Sachs mit dem in seiner Intensität sehr schwankenden Tageslicht arbeitete, so ließ sich für die Größe der Lichtwirkung natürlich kein näherer Anhaltspunkt gewinnen. Für den negativen Geotropismus vermutet Sachs, daß die Erregung ihr Maximum bei der Horizontallage des Organs erreicht und mit dem Sinus des Ablenkungswinkels von dieser optimalen Reizlage abnimmt. Wir wissen jetzt durch Fittings Untersuchungen (1905), daß dies für radiäre, parallelotrope Organe zutrifft. Ob es indessen auch allgemein für *Marchantia* gilt, mit anderen Worten, ob sich *Marchantia* unter allen Umständen der Schwerkraft gegenüber wie ein radiäres parallelotropes Organ verhält, muß dahingestellt bleiben.

Würden wir nun die Reizwirkung der Einzelfaktoren genau kennen, so wäre weiter zu untersuchen, wie sich die Pflanze bei bestimmter Kombination derselben verhält. Voraussagen läßt sich das aus dem einfachen Grunde nicht, weil wir nicht wissen können,

---

1) Vgl. dazu auch Fitting (1905, S. 223).

inwieweit und wo sich die verschiedenen Reizketten gegenseitig beeinflussen. Es muß ja keineswegs eine Summationswirkung in dem Sinne resultieren, daß die sich aus dem Zusammenwirken mehrerer Reize ergebende Bewegungsgröße die Summe bezw. Differenz der Einzelreaktionen ist, welche durch je eine Kraft bei Ausschluß der tropistischen bezw. nastischen Wirkungen anderer unter sonst gleichen Außenbedingungen hervorgerufen werden. Seitdem wir wissen, daß das Licht unter Umständen die geotropische Stimmung von Pflanzenorganen beeinflussen kann wäre es zunächst erforderlich, festzustellen, wie sich die einseitige Schwerkraftwirkung auf *Marchantia*-Sprosse bei Licht unter Ausschluß heliotropischer Effekte geltend macht und inwieweit da etwa photonastische Reaktionen mitspielen. Ferner müßte entschieden werden, wie sich die Thallome bei Licht verhalten, wenn die einseitige Schwerkraftwirkung eliminiert ist. Wenn Czapek (1898, S. 261) sich zu der Annahme berechtigt glaubt, daß der Plagiotropismus sich durch Zusammenwirken von Transversalheliotropismus, Photoepinastie und mit der Beleuchtung veränderlichem Geotropismus erkläre, so hat er hierfür entscheidende Gründe nicht beizubringen vermocht. Speziell die Behauptung Czapeks, daß im Lichte der *Marchantia*-Thallus transversalgeotropisch sei, kann durch den Versuch, den er mitteilt (1898, S. 263), nicht als bewiesen angesehen werden. Darauf hat auch Pfeffer (1904, S. 680) schon aufmerksam gemacht. Es wird sich diese Frage erst entscheiden lassen, wenn es gelungen ist, den Thallus unter Ausschluß jeglicher tropistischer Lichtwirkung zu beleuchten, und wenn das Ausmaß einer eventuell vorhandenen photonastischen Reaktion genau bekannt ist. Diese Vorbedingungen sind aber in keinem der bisher angestellten Versuche erfüllt. Auch aus den Angaben von Dachnowski (1907), der Marchantien im Dunkeln und bei Licht zentrifugiert hat (Rotationsachse horizontal), lassen sich in dieser Beziehung keine sicheren Schlüsse ziehen. Zwar scheint bei stärkerer Zentrifugalwirkung sich in der Tat Diageotropismus geltend zu machen, der durch allseitige Beleuchtung nicht merkbar beeinflußt wird; ob derselbe aber auch bei normaler Schwerkraftwirkung am Lichte, wenn auch in erheblich schwächerem Maße vorhanden ist, oder ob die die negativ-geotropische Reaktion bedingende Stimmung durch Licht überhaupt nicht verändert wird, das ist nicht sichergestellt. Wir wissen nur, daß bei einer gewissen Beleuchtungsintensität der Transversalphototropismus andere Reaktionsvorgänge nicht zum Ausdruck kommen

läßt. Es zeigen sich hier also im großen und ganzen dieselben Verhältnisse, wie sie uns auch bei diaheliotropischen Laubblättern begegnen.

In der zitierten Abhandlung (1898) vertritt Czapek den Standpunkt, daß bei gleichmäßiger Rotation um die horizontale Achse des Klinostaten die einseitige Schwerkraftwirkung bei *Marchantia* und überhaupt bei physiologisch dorsiventralen Organen aufgehoben sei und folglich keine geotropische Reaktion auftreten könne. Das ist eine Ansicht, die früher fast allgemein und auch heute noch in sehr vielen Arbeiten mehr oder weniger bestimmt ausgesprochen oder vorausgesetzt ist. Ich erinnere daran, daß beispielsweise Vöchting sich in seinen bekannten Untersuchungen über den Phototropismus der Laubblätter (1888) die Frage vorlegt, ob die heliotropischen Bewegungen durch die Schwerkraft beeinflußt werden und aus dem Ergebnis, daß sie sich am Klinostaten transversalheliotropisch einstellen, folgert, daß sie unabhängig von der Schwerkraftwirkung erfolgen können. Auch Krabbe (1889) und Vines (1889) stehen durchaus auf diesem Standpunkt, ebenso A. Fischer in seiner interessanten Abhandlung über den Einfluß der Schwerkraft auf die nyctinastischen Bewegungen von Gelenkblättern (1890). In neuerer Zeit finden wir dieselbe Anschauung z. B. in der vor kurzem erschienenen Arbeit von Bässler (1909) über die Aufrichtung der Blätter nach Dekapitation des Tragsprosses durchgeführt.

War diese Ansicht früher, als man sich über die Wirkung der gleichmäßigen Rotation auf die Pflanzen noch keine sicher begründete Vorstellung machen konnte, begreiflich, so dürfte es heute nicht mehr als gerechtfertigt erscheinen, sie als selbstverständliche Voraussetzung zu behandeln, nachdem Fitting (1905) für radiäre Organe einwandfrei entschieden hat, daß am Klinostaten eine Geoperzeption erfolgt und Krümmungen nur dann unterbleiben, wenn die Reizlagen so kombiniert werden, daß die induzierten Reaktionen sich gegenseitig aufheben.

Es war mit der Konstatierung dieser Tatsache von neuem das Interesse gelenkt auf Betrachtungen und Versuche, die schon früher von Sachs und vor allem von Noll angestellt worden waren. Sachs hat sich bekanntlich in verschiedenen seiner Arbeiten darüber ausgesprochen, wie sich das Verhalten der Pflanzen bei gleichmäßiger, langsamer Rotation um eine horizontale Achse erklären läßt, besonders ist der Abhandlung über Ausschließung der geo-

tropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens (1879, S. 209), wo er die Ansicht äußert, daß Krümmungen nur dann ausbleiben werden, wenn der am Klinostaten rotierende Pflanzenteil allseitig gleiche Reaktionsfähigkeit besitzt[1]). Versuche, die die Frage entscheiden können, hat Sachs nicht angestellt. Erst Noll, der sich von allen Forschern wohl am eingehendsten dem Studium der dorsiventralen Organe gewidmet hat, hat das Problem klar herausgearbeitet und experimentell zu lösen versucht. Er geht davon aus, daß am Klinostaten Geoperzeption stattfinden müsse. Auf diese Hypothese — denn als solche mußte sie damals gelten, da die Versuche von Dutrochet (1837, S. 53), welche, wie Fitting (1905, S. 289) neuerdings hervorhob, die Annahme tatsächlich beweisen, kaum beachtet worden waren — gründen sich die weiteren Erörterungen und Versuche Nolls. Da sie für das folgende von Bedeutung sind, seien sie hier etwas ausführlicher besprochen.

In seinen älteren Arbeiten (1885 und 1887) ist Noll, wie aus verschiedenen Stellen derselben deutlich hervorgeht, zu der erwähnten Erkenntnis noch nicht vorgedrungen. Erst in seiner „heterogenen Induktion" (1892) finden wir eine klare Behandlung der Frage. Die allbekannte Erscheinung, daß dorsiventrale Organe am Klinostaten bei gleichmäßiger Rotation um die horizontale Achse unter Ausschluß des Lichts dorsalkonvexe Krümmungen ausführen — welche nach Ansicht vieler Forscher autonomer Natur sind — kann nach Noll verschiedene Ursachen haben. Sie können erstens tatsächlich autonom sein; dann ist zu erwarten, daß das Organ sich der Schwerkraft gegenüber auf Unter- und Oberseite gleich verhält und parallelogeotropisch[2]) ist. Drücken

1) Es wirkt jedoch befremdend, wenn wir in der gleichen Arbeit einige Seiten später (S. 215), die Sätze lesen (die aus einer älteren Publikation von Sachs [1872] zitiert sind): „Ist nun ein Organ allseitig gleichwachsend, wie die Hauptwurzel und der Hauptstengel, so muß es in jeder Richtung geradeaus fortwachsen, die es zufällig oder absichtlich bei der Befestigung der Keimpflanze im Rezipienten einnahm . . . . Aber auch bilaterale Organe, wie die Nebenwurzeln, Blätter, können bei langsamer Rotation um die horizontale Achse keine von der Schwerkraft (oder dem Licht) bewirkte Krümmung erfahren; zeigen sie dennoch bestimmte Richtungsverhältnisse zu anderen Teilen oder gar Krümmungen, so müssen diese durch innere Ursachen des Wachstums (unabhängig von Schwerkraft und Licht) bewirkt sein". Hier liegt ein offenbarer Widerspruch zu der oben wiedergegebenen Anschauung vor.

2) Ein radiäres, klinotropisches Organ wird, an der rotierenden Horizontalachse des Klinostaten angebracht, nur bei bestimmter Orientierung an der Achse nicht geotropisch reagieren können. Vgl. hierüber auch Czapek (1895, S. 1244) und diese Arbeit S. 16.

wir das durch das Nollsche Reizfelderschema aus, so wäre in diesem Falle zu fordern, daß das Reizfeld für die geotropische Krümmung der Oberseite ebenso groß wie das der Unterseite ist. Die zweite Möglichkeit wäre die, daß das Zurückschlagen am Klinostaten rein geotropischer Natur ist. Drittens wäre zu erwägen, ob eine Kombination von Epinastie und geotropischer Wirkung besteht.

Um nun zwischen diesen drei Möglichkeiten eine Entscheidung zu treffen, ist es, wie Noll richtig hervorhebt, nötig, die Epinastie irgendwie zum Ausdruck zu bringen, also eine Versuchsanordnung zu treffen, die uns darüber unterrichtet, ob Epinastie vorhanden ist und, wenn das der Fall, wie groß sie ist. Um über ersteres ins klare zu kommen, hat Noll drei Wege angegeben. Über die beiden ersten berichtet er in seiner „heterogenen Induktion“ (1892 S. 36 u. 39). Die eine dieser Methoden beruht auf der Verwendung des Zentrifugalapparats, auf dem die zu untersuchenden Objekte einer im Vergleich zur Schwerkraft verstärkten Massenbeschleunigung ausgesetzt waren. Orientiert man die Pflanze so, daß „die Hauptachse radial in der Trommel des Zentrifugalapparates mit der Spitze gegen dessen horizontale Achse gerichtet ist, dann muß der Winkel zwischen Hauptachse und dorsiventraler Achse derselbe bleiben“, sofern keine autonome Epinastie bei dem Zustandekommen der normalen Gleichgewichtslage des dorsiventralen Organs im Spiele ist. „Ist die natürliche Ruhelage jedoch eine Gleichgewichtslage zwischen dem eine Hebung des Organs anstrebenden Geotropismus und einer auf Senkung desselben abzielenden autonomen Epinastie, dann müßte sich unter dem Einfluß der verstärkten Beschleunigung der akroskope Winkel, den das dorsiventrale Organ mit seiner Tragachse bildet, verkleinern“ (a. a. O. 39).

Hieraus geht zunächst hervor, daß es mit Hilfe dieser Versuchsanordnung nicht möglich ist, eine eventuell vorhandene Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen. Wie steht es nun mit der anderen Frage: werden wir aus dem Ausbleiben einer Reaktion bei der zentrifugierten Pflanze unbedingt auf das Nichtvorhandensein von Autoepinastie schließen können? Ich glaube nicht. Setzen wir einmal den Fall, das dorsiventrale Organ stelle sich unter normalen Bedingungen, also bei einfacher Schwerewirkung (unter Ausschluß von Lichteinflüssen), horizontal. Es sei ihm, so wollen wir ferner annehmen, ein autoepinastisches Krümmungsbestreben eigen. Daraus wäre meines Erachtens noch durchaus nicht zu folgern, daß

die gedachte geotropische Gleichgewichtslage von der Horizontalen nach oben abweichen müßte. Es könnte ja der Effekt der Schwerkraft die Epinastie derart überwiegen, daß sie in der resultierenden Lage nicht merkbar zum Ausdruck käme, ganz ähnlich wie das Licht innerhalb weiter Intensitätsgrenzen bei vielen Pflanzen eine vollständige oder nahezu vollständige Einstellung in die phototropische Gleichgewichtslage herbeiführt, auch wenn sie dabei eine Lage einnehmen müssen, die der optimalen geotropischen Reizlage entspricht. Wir wissen ja durch Guttenbergs Untersuchungen (1907), daß bei vielen Objekten offenbar schon eine recht schwache Beleuchtung genügt, um die Schwerewirkung zu überwinden und eine parallelotrope Reaktion gegen das Licht hervorzurufen. Es handelt sich hier, soweit sich nach dem vorliegenden Material beurteilen läßt, nicht etwa um Umstimmung des Geotropismus durch Licht, die der in den bekannten Stahlschen Versuchen (1884) festgestellten ähnlich wäre. Somit wäre es sehr wohl möglich, daß in unserem Falle die einfache Wirkung der Gravitation schon so groß ist, daß die Epinastie bei der resultierenden Bewegung gar nicht als erkennbare Komponente mitwirkt, woraus folgen würde, daß bei Steigerung der Massenbeschleunigung auf der Zentrifuge das Organ keine Lageveränderung erleidet. Allerdings ist hier vorausgesetzt, daß die geotropische Stimmung des Organs sich bei stärkerer Reizung nicht ändert, eine Annahme, die zweifellos auch Noll stillschweigend macht. Ob das nun zutrifft oder ob etwa bei stärkerer Reizung eine andere Gleichgewichtslage angestrebt wird oder andere, kompliziertere Verhältnisse mitspielen, das ist eine Frage, über die wir bei dorsiventralen Organen gar nichts wissen. Durch die Untersuchungen von Fröschel (1907. 1909), Blaauw (1909) und Pringsheim (1908. 1909) für den Phototropismus, von Pekelharing (1909) für den Geotropismus radiärer, parallelotroper Organe sind neuerdings Tatsachen bekannt geworden, die auf viele Erscheinungen ein ganz neues Licht geworfen haben und noch manche interessante Ergebnisse erwarten lassen. Wir haben jedoch zunächst keine Veranlassung, diese Resultate hier näher zu berücksichtigen, da es sich unserer Beurteilung gänzlich entzieht, inwieweit sie auf dorsiventrale Organe übertragbar sind.

Was nun den zweiten, von Noll gesetzten Fall betrifft, daß nämlich bei verstärkter Reizung der akroskope Winkel, den das Organ mit seiner Mutterachse bildet, sich verkleinert — woraus nach Noll auf das Vorhandensein von Autoepinastie zu schließen

wäre — so ist hier gleichfalls an die eben berührte Stimmungsfrage zu denken. Würde die Stimmung, soweit sie die Gleichgewichtslage bedingt, unter den veränderten Versuchsbedingungen die gleiche bleiben und vielleicht nur eine quantitative Steigerung der Erregung stattfinden, so könnte man allerdings annehmen, daß Epinastie vorhanden ist. Um das aber zu entscheiden, müßte erst einmal die epinastische und geotropische Krümmung getrennt untersucht werden, und wenn das geschehen ist, dann ist auch die Frage entschieden, die Noll durch seine Versuchsanordnung klarstellen wollte.

Die zweite Methode Nolls, das Vorhandensein von Autoepinastie nachzuweisen, geht von der sog. labilen Ruhelage aus. Das Kriterium dieser labilen Ruhelage ist das, daß das Organ bei geringster Ablenkung aus derselben sich von ihr weg bewegt, nach der stabilen Ruhelage zu, in der die Krümmung dann (eventuell nach einigen Oszillationen) stehen bleibt (vgl. Noll 1892 S. 22). Die Argumentation von Noll ist nun folgende: Wenn das dorsiventrale Organ in die labile Ruhelage gebracht wird oder besser eine Spur darüber hinaus, so, daß die Ventralseite schwach von der Schwere affiziert wird, dann muß eine eventuell vorhandene Autoepinastie zur Geltung kommen. „In diesem Falle müßte die autonome, ständig wirkende Epinastie das Organ bereits ventralwärts bewegt haben, bevor der in dieser Lage sehr schwach wirkende Geotropismus noch die Zuwachsbewegung in der Ventralseite induziert hätte“ (S. 36). Die Versuche mit *Aconitum*-Blüten, die Noll angestellt hat, ergaben, daß in der angegebenen Weise eingestellte Blüten durch Verlängerung der Ventralseite des Stiels in die stabile Gleichgewichtslage einrückten. In einem Falle gelang es, eine Blüte fünf Tage lang in der labilen Ruhelage zu halten. Hieraus schließt Noll auf das Nichtvorhandensein von Autoepinastie. Wir wollen nun auch hier einmal den Fall setzen, das dorsiventrale Organ zeige ein autoepinastisches Krümmungsbestreben, und weiter annehmen, es werde von der stabilen Ruhelage, die es bei normaler, senkrechter Richtung der Mutterachse einnimmt[1]), plötzlich in die Lage senkrecht nach unten gebracht. Man fragt sich nun unwillkürlich: woher weiß denn Noll, daß diese letztere

1) Dieser Punkt ist, was hier nebenbei bemerkt sei, nicht unwesentlich, denn es ist zu vermuten, daß der Ausfall der Versuche nicht derselbe sein wird, wenn der Stiel des Blattes oder der dorsiventralen Blüte, welche auf Autoepinastie geprüft werden soll, von vornherein gerade oder z. B. stark konvex gekrümmt ist.

Stellung bei dorsiventralen Organen die labile Ruhelage für den Geotropismus ist? Als Kriterium für diese Lage gibt er kein anderes an als das oben genannte; sie ist nur durch die Richtung der Reaktionen definiert, die bei geringer Ablenkung eintreten. Unter der Voraussetzung, daß der Geotropismus rein zum Ausdruck kommt, wird sich eine derartige Ruhelage auch als geotropische zu erkennen geben. Wenn wir aber mit dem Vorhandensein anderer Krümmungstendenzen wie z. B. autoepinastischer rechnen müssen — und diese Frage will Noll ja entscheiden —, dann liegen die Dinge nicht so einfach. Wie wir nun sahen, liegt der Nollschen Beweisführung folgende Voraussetzung zugrunde: wird ein autoepinastisches dorsiventrales Organ in eine Reizlage gebracht, in welcher die Schwerkraft gerade eine Verlängerung der Ventralseite induziert, so muß es sich trotzdem dorsalkonvex krümmen, weil die Epinastie eine ständig wirkende ist, also schon induziert sein muß, während die spezifische Schwerewirkung erst in dem Momente induziert wird, in dem das Organ in die betreffende Reizlage eingestellt wird; je geringer die Schwerewirkung ist, um so deutlicher wird die Epinastie erscheinen müssen. Aus diesem Grunde legt wohl Noll Wert darauf, daß die Ablenkung aus der „labilen geotropischen Ruhelage“ keine zu große ist.

Nehmen wir nun also an, der Versuch Nolls wäre in dem andern, von Noll für möglich gehaltenen Sinn ausgefallen, die Stiele hätten sich also nach der geringen Ablenkung aus der senkrechten Lage nicht hypo-, sondern epinastisch gekrümmt. Dann dürfte gewiß die Frage berechtigt erscheinen: ist es bewiesen, daß die Lage senkrecht nach unten die labile geotropische Ruhelage ist? Vorläufig müssen wir das verneinen. Man könnte vielleicht daran denken, das dadurch zu entscheiden, daß man das Organ zur Verhinderung der epinastischen Krümmung längere Zeit in der schwach abgelenkten Lage fixiert, bis eine etwaige geotropische Reaktion induziert sein muß, und dann die Richtung der Krümmung beobachtet. Da jedoch derartige Versuche nicht vorliegen, ist es unnötig, sie zu diskutieren. Wichtiger erscheint es mir, darauf hinzuweisen, daß auch der tatsächliche Ausfall der Nollschen Versuche keineswegs zwingend zu dem Schlusse führt, es sei keine Autoepinastie vorhanden. Ich möchte jedoch, ehe ich dies begründe, zunächst den oben dargelegten Gedankengang Nolls noch etwas weiter verfolgen. Wenn die Schwerkraft das dorsiventrale Organ so beeinflußt, daß es sich aus gewissen Reizlagen dorsal-

konvex, aus anderen ventralkonvex nach der Gleichgewichtslage zu krümmt, so muß irgendwo eine labile Ruhelage für den Geotropismus vorhanden sein. Obwohl, wie bemerkt, die Lage senkrecht nach unten als solche nicht erwiesen ist, wollen wir der Einfachheit halber voraussetzen, sie sei es in der Tat. Wird jetzt das Organ (dem Autoepinastie zukommen soll) aus dieser Stellung in dem von Noll angegebenen Sinne weiter abgelenkt, so wird die erregende Wirkung der Schwerkraft, welche Verlängerung der Ventralseite anstrebt, jedenfalls an Stärke zunehmen, wahrscheinlich bis zu einem gewissen Grenzwinkel (optimale Reizlage), von da ab wird bei weiterer Ablenkung in der gleichen Richtung wieder Abnahme der Erregungsgröße erfolgen. Wir können uns nun vorstellen, daß nach Einstellung in eine gewisse Reizlage zuerst eine schwache epinastische Krümmung eintritt, alsbald aber, infolge der überwiegenden Schwerewirkung, das Organ kurze Zeit stillsteht und sich dann in entgegengesetzter Richtung krümmt. In diesem Falle dürfte die epinastische Krümmung noch nicht die labile Ruhelage überschritten haben. Gehen wir noch weiter, so könnte es eine Reizlage geben, in welcher die geotropische Erregung so stark ist und die durch die Schwerkraft induzierten Vorgänge so schnell vor sich gehen, daß die Epinastie gar nicht mehr zum Ausbruch kommen kann. Daß ein derartiges „Überholen“ verschiedenartiger Reizvorgänge nicht außer dem Bereich der Möglichkeiten liegt, hat ja neuerdings Blaauw (1909) für die phototropischen Erscheinungen gezeigt. Es würde dann also einen Grenzfall geben, in dem sich beide Kräfte (wenigstens zeitweise) das Gleichgewicht halten. Bei weiterer Ablenkung von der labilen Ruhelage würden wir unter der Voraussetzung, daß die geotropische Reaktionsgeschwindigkeit ihr Maximum noch nicht erreicht hat, sogleich ventralkonvexe Krümmung erhalten. Es könnte nun sein, daß die geotropische Reaktion die epinastische Krümmung schon bei sehr geringer Ablenkung aus der labilen Ruhelage überholt; dann würde die Epinastie als entgegengerichtete Komponente überhaupt sehr schwer nachweisbar sein und wir könnten im Nollschen Versuch tatsächlich die labile geotropische Ruhelage vor uns haben, trotz Vorhandenseins von Epinastie.

Ein weiterer Punkt ist hierbei in Erwägung zu ziehen, den ich bei den bisherigen Erörterungen absichtlich ausgeschaltet habe. Er betrifft die Frage, ob es sich bei dem Zusammenwirken von epinastischen und geotropischen Vorgängen um getrennt verlaufende

Reizketten handelt oder ob diese sich vielleicht in den mittleren Gliedern beeinflussen. Wenn ich Noll, der diese Frage nicht diskutiert, recht verstehe, so setzt er die erstere Möglichkeit als selbstverständlich voraus. Weshalb die zweite von vornherein ausgeschlossen sein soll, läßt sich indessen nicht einsehen. Manches ließe sich geltend machen, was eher dafür als dagegen spricht. Da ich jedoch zurzeit nicht in der Lage bin, für das eine oder das andere definitiv entscheidende Belege beizubringen, will ich mich mit diesen wenigen Bemerkungen begnügen. Zweck derselben war nur, zu zeigen, daß auch in dieser Richtung der Nollsche Versuch nicht eindeutig ist.

Wenn wir das Gesagte überblicken, so können wir daraus folgenden Schluß ziehen: Es kann eine Art labiler Ruhelage geben, in dem Sinne, daß das dorsiventrale Organ sich bei Ablenkung nach der einen oder anderen Seite von dieser Lage wegkrümmt, und zwar ist es theoretisch nicht ausgeschlossen, daß eine solche Ruhelage auch zustande kommt, wenn außer dem Geotropismus Epinastie mitwirkt. Ehe wir nicht wissen, in welchen Beziehungen die Reizvorgänge, die den Geotropismus und die Epinastie bedingen, zueinander stehen, können wir den Nollschen Versuch nicht als einen Beweis für das Nichtvorhandensein der letzteren ansehen. Es wäre ja denkbar, daß die labile Ruhelage, von der Noll ausgeht, keine rein geotropische ist, sondern sich aus der Kombination von geotropischen und nastischen Wirkungen ergibt.

Mit diesen Erörterungen haben wir nun auch die Mittel gewonnen, deren wir zur Beurteilung der dritten Methode Nolls (1893) zum Nachweise der Epinastie bedürfen. Diese unterscheidet sich nur dadurch von der eben besprochenen, daß die „labile Ruhelage“ durch Inversstellung und Fixierung der (nach unten gekehrten) Spitze des Organs in die stabile übergeführt worden ist. Unter diesen Umständen krümmt sich der Stiel nach jeder Ablenkung so lange, bis er wieder senkrecht nach oben gerichtet ist. Aus folgender Bemerkung ergibt sich die Deutung, die Noll diesem Versuch gibt (1893 S. 360): „Besitzt das zu untersuchende dorsiventrale Organ keine Epinastie, dann muß sich der Blütenstiel[1]) genau senkrecht aufwärts stellen. Ist jedoch Epinastie im Spiele, dann kann natürlich diese rein geotropische Ruhelage nicht eingenommen werden; es müßte dann eine dorsalkonvexe Krümmung, oder doch

1) Es handelt sich um Aconitum-Blüten.

eine zur Vertikalen geneigte Stellung eintreten". Nach dem oben Gesagten erscheint es überflüssig, näher zu begründen, weshalb diese Deutung nicht als die einzig mögliche anerkannt werden kann.

Durch obige Darlegungen soll das große Verdienst Nolls nicht geschmälert werden, diese ganze Frage zuerst einer experimentellen Prüfung unterworfen und nachdrücklich darauf hingewiesen zu haben, daß die gleichmäßige Rotation am Klinostaten keineswegs den Ausschluß geotropischer Krümmungen bei dorsiventralen Organen gewährleistet.

Auf die späteren kritischen Erörterungen Nolls hin (1900) hat übrigens auch Czapek (1901) seinen Standpunkt modifiziert und sich wenigstens im Prinzip zur Nollschen Klinostatentheorie bekannt. Bereits oben wurde erwähnt, daß heute an der Tatsache, daß am gleichmäßig rotierenden Klinostaten der Schwerereiz von der Pflanze perzipiert wird, nicht mehr zu zweifeln ist. Das ist für radiäre Organe durch Dutrochets Versuche (1837), neuerdings durch die eingehenden Untersuchungen Fittings (1905) exakt bewiesen. Wir können es mit größter Wahrscheinlichkeit für alle geotropisch reagierenden Organe, also auch für dorsiventrale voraussetzen. Damit nun die geotropische Reaktion am gleichmäßig rotierenden Klinostaten [1]) ausbleibt, muß bekanntlich folgende Bedingung erfüllt sein: jeder Lage des Organs muß eine andere entsprechen, in welcher die Schwerkraft auf das Organ den gleichgroßen aber entgegengerichteten, ersteren also aufhebenden Effekt ausübt. Ein allseitig gleich empfindliches, parallelotropes Organ, welches an der horizontalen Achse des Klinostaten mit gleichmäßiger Umdrehungsgeschwindigkeit rotiert, wird nicht geotropisch reagieren, gleichgültig welchen Winkel es mit der Achse bildet. Das folgt aus Fittings Versuchen. Ist dagegen die Achse geneigt, so bleibt die Reaktion nur dann aus, wenn das Organ genau parallel zur Achse orientiert ist. Wenn das radiäre Organ nicht parallelotrop, sondern beispielsweise diageotropisch ist, dann verschieben sich diese Verhältnisse. Es ist klar, daß ein derartiges Organ, welches mit der horizontalen Klinostatenachse einen spitzen Winkel bildet, sich krümmen muß, vorausgesetzt natürlich, daß nicht sekundäre Umstände (etwa Einflüsse, die von der Achse

1) Da die Perzeption des Schwerereizes offenbar in äußerst (unendlich?) kurzer Zeit erfolgen kann, spielt die Umdrehungsgeschwindigkeit innerhalb sehr weiter Grenzen keine Rolle.

höherer Ordnung ausgehen oder außer dem Transversalgeotropismus positiver bezw. negativer Geotropismus), die Reaktion beeinflussen. Näheres läßt sich darüber zurzeit nicht sagen, da wir nicht wissen, welches bei derartigen Organen die optimale Reizlage ist[1]). Noch anders liegen die Dinge natürlich, wenn das Organ physiologisch dorsiventral ist. Von vornherein können wir nicht wissen, ob es irgendwie möglich ist, bei einem derartigen Organ die geotropische Reaktion durch gleichmäßige Rotation um die horizontale Achse auszuschließen. Soviel ist aber, wenn überhaupt Geoperzeption am Klinostaten und Summation von Einzelreizen erfolgt, sicher: der Winkel, den das dorsiventrale Organ mit der Klinostatenachse bildet, ist durchaus nicht gleichgültig für den Erfolg.

Möglich, doch nicht notwendig ist es, daß es eine oder mehrere Winkelstellungen zur Achse gibt, bei denen die Erregungen sich so kombinieren, daß keine Krümmung erfolgt. Auf alle Fälle wird es aber erreichbar sein, ein physiologisch dorsiventrales Organ auf der rotierenden Horizontalachse so anzubringen, daß eine geotropische Krümmung auftritt. Wir finden bereits bei Pfeffer (1904, S. 568) klar ausgesprochen, daß und weshalb dies zu erwarten ist. Auf dem gleichen Standpunkt, der, wie wir oben sahen, früher namentlich von Noll vertreten worden ist, stehen auch Fitting (1905 S. 387), Němec (1906 S. 536) und Jost (1908 S. 601), desgleichen Bose[2]) (1906 S. 645).

Es erschien mir trotzdem nicht überflüssig, dafür, daß dorsiventrale Laubblätter am Klinostaten die Schwerkraft perzipieren, den exakten Beweis zu liefern. Wie das zu geschehen hat, wird im Abschnitt VI näher auseinandergesetzt werden. Es bedurfte dazu einiger Vorarbeiten über die Krümmungsmechanik und die

---

1) Ob es rein diageotrope radiäre Organe, bei denen der Impuls der Schwerkraft bei gleichgroßer Ablenkung aus der (horizontalen) Ruhelage nach oben und unten gleichstark wirkt, überhaupt gibt, ist allerdings zurzeit noch nicht entschieden. Czapeks Angaben (1895) lassen darauf schließen, daß es für die von ihm untersuchten Objekte nicht zutrifft. Seine Deutungen sind indessen, wie ich mich durch eine größere Reihe gelegentlich angestellter Versuche mit plagiotropen Sprossen überzeugt habe, sicher nicht immer zutreffend.

2) Ich gehe auf das Werk von Bose, welches sich u. a. auch kurz mit dem Diageotropismus von Blättern (allerdings nur Gelenkblättern) beschäftigt, nicht ein. Es bringt manche neue Tatsache und vor allem interessante Versuchsanstellungen. Die Interpretation der Versuche, die uns hier angehen, ist jedoch so grob mechanisch und unkritisch, daß eine Zurückweisung der theoretischen Spekulationen des Verf. überflüssig erscheint.

Richtung der Reaktion nach Einstellung der Blätter in die verschiedenen Reizlagen.

Die wichtigste Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen bestand darin, zwischen geotropischer Reaktion und Epinastie zu trennen. An sich ist ja einer Krümmung nicht anzusehen, ob sie nastisch oder tropistisch ist. Wie wir sahen, sind auch Nolls Methoden, sich von dem Vorhandensein von Epinastie zu überzeugen, nicht einwandfrei. Zudem handelte es sich für mich nicht darum, zu prüfen, ob überhaupt eine Epinastie da ist oder nicht, sondern dieselbe rein zum Ausdruck zu bringen und ihrer Größe nach bestimmen zu können, also eine Methode zu finden, welche jede geotropische Reaktion ausschaltet, nicht aber eine nastische. Vorgreifend will ich bemerken, daß sich bei den untersuchten Objekten tatsächlich das Vorhandensein epinastischer Reaktion nachweisen ließ. Welcher Natur dieselbe ist, ob auto- oder aitiogen, soll uns hier nicht weiter beschäftigen; ich werde unten darauf zurückkommen.

Schließlich habe ich meine Aufmerksamkeit noch der Frage zugewandt, ob die Krümmungen, welche infolge stärkerer Verlängerung der Oberseite des dorsiventralen Organs (beispielsweise dann, wenn das Blatt senkrecht, mit der Spitze nach oben, gestellt wird) entstehen, ausschließlich nastischer Natur sind, oder ob dabei eine geotropische Komponente mitwirkt.

Die durch die Schwerkraft ausgelösten Torsionen habe ich bisher nicht näher untersucht. — Der Mitteilung der einzelnen Versuchsergebnisse will ich in den folgenden beiden Abschnitten einige allgemeine Bemerkungen über die Methodik, das Versuchsmaterial und über die Terminologie vorausschicken.

Wenn ich in diesem Kapitel auf die übrige Literatur, die sich mit den Bewegungen dorsiventraler Organe, besonders der Blätter beschäftigt, nicht näher eingegangen bin, so geschah das aus dem einfachen Grunde, weil die dort behandelten Fragen mit denen, die uns in dieser Arbeit vornehmlich interessieren, keine oder wenigstens keine engen Berührungspunkte haben. Auf verschiedene Arbeiten, die weniger allgemeine als Einzelfragen behandeln, werde ich später gelegentlich zu sprechen kommen.

II. Versuchsobjekte und Methodik.

Das Auffinden von Blättern, die sich in jeder Hinsicht zu den Versuchen brauchbar erweisen, hatte einige Schwierigkeiten. Die

meisten Versuche mußten natürlich im Dunkeln vorgenommen werden. Daß der Ersatz der Dunkelheit bei dorsiventralen Organen durch allseitig gleiche Beleuchtung (etwa durch eine rotierende Lichtquelle) ausgeschlossen ist, bedarf kaum einer Erwähnung; wir würden ja dann gar keine Kontrolle darüber haben, inwieweit phototropische und photonastische Effekte bei der Reaktion beteiligt sind. Es wäre das nur möglich, wenn es dorsiventrale Blätter gäbe, die nicht auf das Licht, wohl aber auf die Schwerkraft reagieren; solche sind mir aber nicht bekannt. Versuche mit Blättern im Dunkeln scheitern nun oft daran, daß die Blätter nach kurzer Zeit, oft noch, ehe sie vergilben, abgeworfen werden. Das gilt z. B. für viele, sehr gut geotropisch reagierende Blätter von Lythraceen, Onagraceen, Labiaten. Ein sehr störendes Moment ist ferner häufig die Dunkelstarre. Sie beeinflußt in vielen Fällen den Geotonus erheblich. Auch die periodischen Bewegungen der Blätter sind natürlich in Betracht zu ziehen. Wir wissen, daß diese bei sehr vielen Blättern bei konstanter Verdunkelung im tagesperiodischen Rhythmus noch längere Zeit nachklingen, allmählich schwächer werdend; schließlich nimmt das Blatt eine Ruhelage ein; zu dieser Zeit finden wir aber oft, daß die geotropische Aktionsfähigkeit bedeutend herabgemindert ist. Es handelte sich also darum, Blätter zu finden, die im Dunkeln nicht abgeworfen werden, bei denen sich die Dunkelstarre nicht störend geltend macht und die schließlich bei hoher geotropischer Empfindlichkeit keine oder wenigstens nur geringe Schlafbewegungen zeigen. Ich bemerke, daß ich zunächst nur solche Blätter in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen habe, deren Reaktionen auf die Schwerkraft Wachstumsbewegungen sind. Nach verschiedentlichen Bemühungen gelang es, ein Objekt zu finden, das obigen Forderungen in hinreichender Weise gerecht wird. Es ist die Scrophulariacee *Lophospermum scandens*. Mit dieser Pflanze habe ich die meisten Versuche angestellt. Außerdem wurden verwandt: *Plectranthus fruticosus* und *Circaea lutetiana*.

Die *Lophospermum*-Pflanzen wurden aus Samen bei Oberlicht gezogen, sodaß sich die Blätter horizontal einstellten. Zu Versuchen, die am Licht ausgeführt werden konnten, verwendete ich vielfach jüngere Keimpflanzen, zu den Dunkelversuchen vorwiegend ältere, solche, die schon „geschossen“ hatten. Auch Stecklingspflanzen wurden in vielen Fällen mit Erfolg benutzt. Es zeigte sich nämlich, daß die Primärblätter sehr starke Schlafbewegungen

ausführen. Im Dunkeln nehmen sie alsbald eine stark gesenkte Lage ein, um welche einige Oszillationen stattfinden können. In die Tagstellung kehren diese Blätter bei konstanter Verdunkelung niemals zurück. Ob hierbei photonastische Erscheinungen mitsprechen oder ob diese Blätter im Dunkeln eine andere geotropische Ruhelage haben als die älteren Blätter, soll hier dahingestellt bleiben. Jedenfalls zeigen die älteren Blätter diese Erscheinung nicht, sie nehmen vielmehr eine annähernd horizontale, meist ganz schwach gesenkte Lage im Dunkeln ein. Allerdings bedarf es auch bei diesen bestimmter Vorbehandlungen, um zu wirklich guten Versuchsresultaten zu kommen. Sind die Blätter beispielsweise tagsüber grell beleuchtet gewesen und werden dann in den Dunkelraum gebracht, so können sie sich ziemlich stark senken; am nächsten Morgen kann man meistens mehr oder weniger große Hebung beobachten, die sie jedoch gewöhnlich nicht bis in die horizontale Lage, welche sie am Vortrage einnahmen, zurückbringt. Um dies zu vermeiden, war es nötig, die Pflanzen bei ziemlich schwachem — jedoch noch ausreichende Assimilation gestattendem — Oberlicht zu ziehen. Sie wurden meist am Abend in den dunklen Versuchsraum gebracht, in dem sie 12—16 Stunden verweilten, ehe der Versuch begonnen wurde. Blätter solcher Pflanzen bewegen sich im allgemeinen während dieser Zeit gar nicht oder nur sehr wenig. Es wurden zu den Versuchen nur solche Blätter verwandt, deren Stellung unverändert oder nahezu unverändert geblieben war. Während der Versuche wurden natürlich Kontrollexemplare beobachtet, damit eine Gewähr dafür gegeben war, daß die Blätter während der Versuchsdauer nicht etwa irgend welche Bewegungen ausführen, welche eindeutige Versuche unmöglich machen oder erschweren.

Als Versuchsräume dienten mir entweder ein verdunkeltes Gewächshaus oder ein kleines Dunkelzimmer. In letzterem war der Feuchtigkeitsgehalt der Luft geringer und damit der Gebrauch von Apparaten ermöglicht, die in dem relativ feuchten Gewächshaus aus verschiedenen Gründen nicht aufgestellt werden konnten. Einen Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die geotropischen Reaktionen der Pflanzen habe ich nicht beobachtet.

Es wurde tunlichst dafür gesorgt, daß die Temperatur der Versuchsräume nicht allzu verschieden von derjenigen in den Räumen war, in denen die Pflanzen, ehe sie zu den Versuchen gebraucht werden, kultiviert wurden. Eine Reihe von Versuchen wurde bei annähernd konstanter Temperatur ausgeführt. Da es

sich für mich zunächst nur um qualitative, nicht um quantitative Ergebnisse handelte, so war die Konstanz der Temperatur kein absolutes Erfordernis. Im einzelnen finden sich in den Versuchsprotokollen Temperaturangaben mitgeteilt.

Um die Richtung der Blätter zu bestimmen, verwandte ich in üblicher Weise einen aus Papier gefalteten, in Grade geteilten rechten Winkel, in Verbindung mit einer Libelle. Unter Richtung des Blattes ist die Lage, welche der Mittelnerv der Spreite zum Horizonte einnimmt, zu verstehen. Die meisten Blätter, die zu Versuchen dienten, hatten vollständig oder nahezu vollständig ebene Spreiten. Waren letztere leicht gekrümmt, so wurde die Richtung der Verbindungslinie von Basis und Spitze der Lamina bestimmt.

Der Blattstiel der *Lophospermum*-Blätter bildet mit der Spreite einen stumpfen Winkel, dessen Größe individuell sehr verschieden ist. Für den Sinn der geotropischen Reaktion spielt das jedoch keine Rolle. Großen Schwankungen unterworfen ist auch das Längenverhältnis zwischen Stiel und Lamina. Dasselbe hängt sehr von den Lichtverhältnissen, unter denen die Pflanze aufwächst, ab. Ich verwendete zu den Versuchen nur Blätter, deren Stiel gerade gewachsen war oder höchstens ganz schwache Krümmungen aufwies. Es ist nicht unwesentlich, in dieser Hinsicht von dem gleichen Ausgangsmaterial auszugehen. Geschieht dies nicht, so ist nicht kontrollierbar, inwieweit autotropische oder andere Bewegungen bei dem beobachteten Effekt beteiligt sind. Dieser Faktor, mit dem wir rechnen müssen, muß wenigstens immer als konstante Größe wirken und das ist eben nur bei gleichem Ausgangsmaterial erreichbar.

Um in späteren Kapiteln den Zusammenhang nicht zu stören, will ich an dieser Stelle auch die Apparate besprechen, die ich zu meinen Versuchen benutzt habe. Außer dem großen Pfefferschen Klinostaten brauchte ich einen Apparat, der intermittierende Reizung gestattet und bei dem sich ferner der Sinn der Umdrehung beliebig umkehren läßt. Der von Fitting konstruierte, ausgezeichnete Apparat[1]) konnte aus letzterem Grunde und ferner deshalb nicht verwendet werden, weil mein Apparat so beschaffen sein mußte, daß sich nicht nur zwei, sondern viele beliebige Reizlagen miteinander kombinieren lassen. Ich lasse hier die genaue Beschreibung des Apparates, der von Herrn Mechaniker Hermann Elbs in Frei-

1) Vgl. H. Fitting (1905) S. 233 ff.

burg i. B. angefertigt worden ist, folgen. Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Elbs für die umsichtige Durchführung der Arbeiten aufrichtigsten Dank sagen.

Der Apparat besteht aus folgenden Teilen: einem größeren Klinostatenwerk (Fig. 2, Nr. 3), einer zweiten Uhr, die zur Auslösung

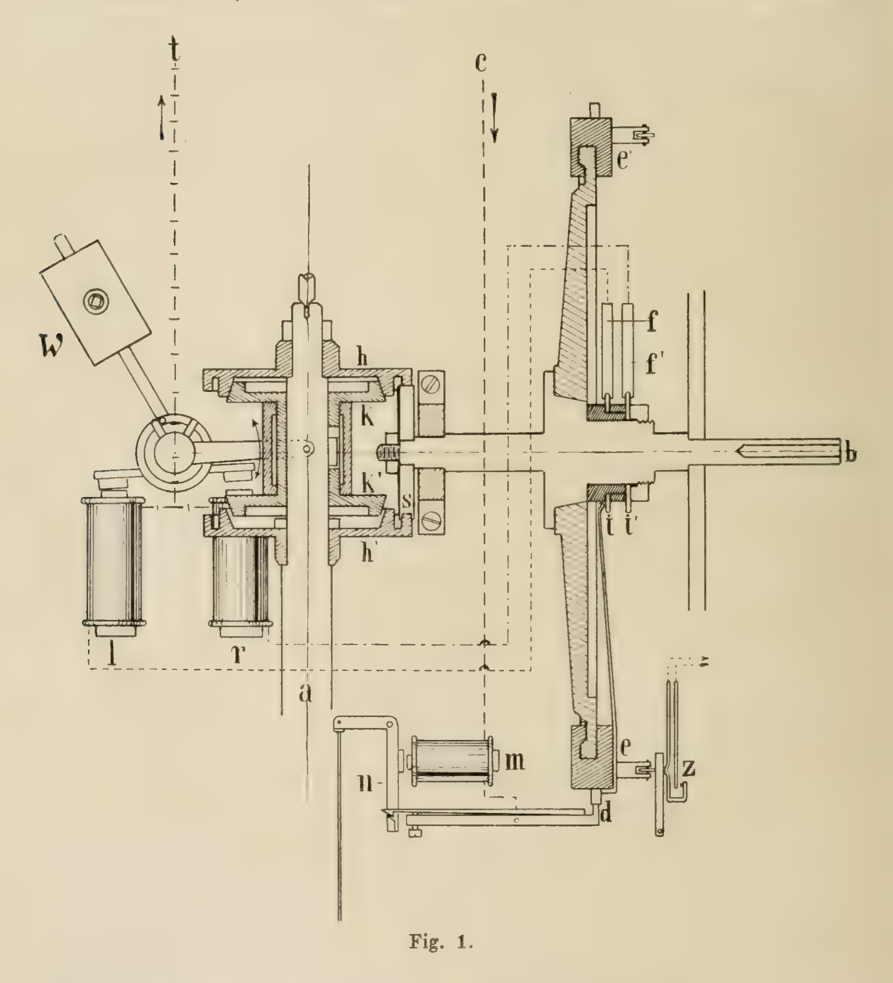


Fig. 1.

der Kontakte dient, durch welche das erste Uhrwerk in Gang gesetzt wird (sie soll als Kontaktuhr bezeichnet werden) (Fig. 2, Nr. 2); drittens aus einer Batterie Akkumulatoren (Fig. 2, Nr. 1). Ich beginne mit der Beschreibung des ersten Uhrwerks an der Hand der schematischen Zeichnung Fig. 1. Zur Erläuterung der Zeichnung sei zunächst bemerkt, daß der links von der Linie *c* gelegene Teil von der Seite gesehen,

der rechts davon gelegene um 90° gedreht, also von oben gesehen zu denken ist. Die Figur stellt ferner nicht einen einfachen Querschnitt dar, sondern es sind verschiedene Dinge in eine Ebene projiziert, die in Wirklichkeit in anderen Ebenen liegen. Darüber gibt die photographische Reproduktion Fig. 2 einigen Aufschluß. Wir haben zu unterscheiden zwischen der Achse des Laufwerks (*a*), welche sich

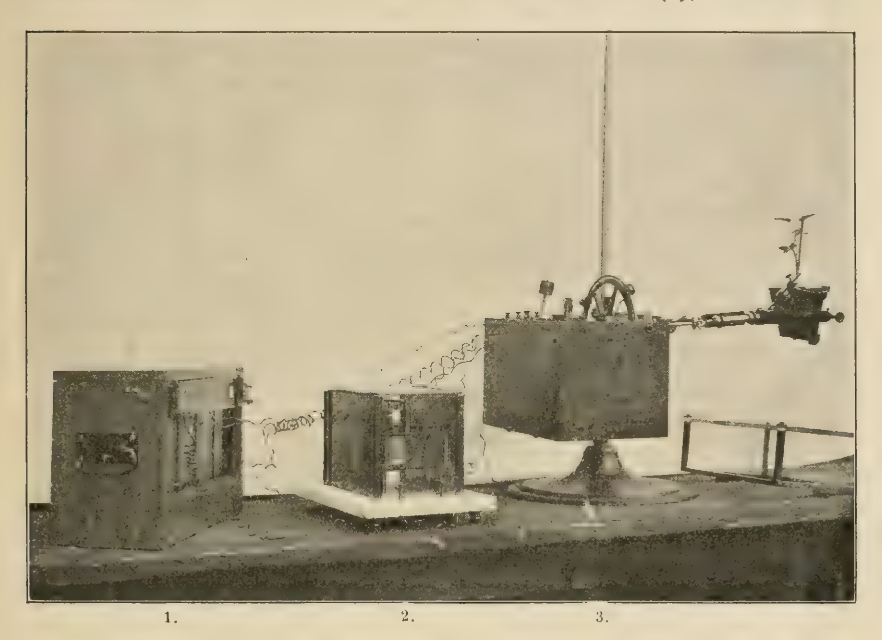


Fig. 2.

1. Batterie. 2. Kontaktuhr. 3. Laufwerk mit der in Fig. 1 im Grundriß wiedergegebenen Vorrichtung zur intermittierenden Reizung. An dem zum Topfhalter führenden Verbindungsstück ist ein Kreuzgelenk sichtbar. Laufwerk und Topfhalter sind an einem mit schweren Metallfuß versehenen Stativ angebracht und in vertikaler Richtung beweglich. Der Topfhalter steht in fester Verbindung mit einem Kugellager; beides ist außerdem um eine horizontale, senkrecht zur Längsrichtung des Kugellagers gerichtete Achse drehbar. Unter dem Topfhalter liegt ein Glasdeckel, der auf das Laufwerk aufgesetzt wird, um dieses vor Staub zu schützen.

immer in demselben Sinne dreht, und der Arbeitsachse (*b*), deren Umdrehungsrichtung variiert werden kann. An letzterer ist die Pflanze in unten zu beschreibender Weise befestigt. Die Achse *a* gehört einem starken Klinostatenuhrwerk an, welches in der Figur nicht gezeichnet ist. An ihr ist die Vorrichtung angebracht, welche dazu dient, die Kraft auf die Achse *b* zu übertragen und zugleich auf bestimmte Auslösungen hin die Drehungsrichtung der Achse *b* zu bestimmen. Sie besteht aus den beiden Kuppelungs-

koni k und k', welche untereinander fest zusammenhängen, außerdem mit den Ankern der Magneten l und r in Verbindung stehen; die Koni sind in die beiden Stirnräder h und h' genau eingepaßt. Diese wieder können in das Zahnrad s, welches auf b befestigt ist, eingreifen. Wird, wie das in der Zeichnung angedeutet ist, der Anker von l angezogen (die Entfernung der Anker von den Magneten ist der Deutlichkeit halber unverhältnismäßig stark vergrößert), so greift k in h ein; h wird nach oben gedrückt und zieht das mit ihm fest verbundene h' mit sich, welches nun in das Zahnrad s eingreift. Es ist danach klar, daß bei gleichsinniger Drehung der Achse a die Achse b sich im Sinne des Uhrzeigers oder entgegengesetzt drehen kann, je nachdem der Anker r oder l angezogen wird bezw. h oder h' in das Zahnrad s eingreift. Das Gewicht w dient nur dazu, ein sicheres Einspringen der Koni zu garantieren. Es wird, wenn l den Anker anzieht, nach links, wenn r anzieht, nach rechts geworfen. Durch Verschieben des Gewichts auf der Achse kann das Drehungsmoment verändert werden. Die Achse a ist oben durch einen Querbalken gestützt, der in der Figur nur angedeutet ist.

Wir wenden uns nun zur Beschreibung des rechten Teils der Figur. An der Achse b ist ein Rad vom Durchmesser 18 cm mit Kreisteilung angebracht. Auf diesem werden die mit Index versehenen Kontaktklemmen, von denen in der Figur zwei, e und e' gezeichnet sind, befestigt; sie sind beliebig gegeneinander verschiebbar. Diese Klemmen stehen nun entweder mit dem Rad in leitender Verbindung (wie e') oder sie sind isoliert aufgesetzt (e). In letzterem Falle geht von der Klemme eine Feder aus, welche dem isoliert an der Achse befestigten Metallring i fest anliegt. Ein entsprechender Ring i' ist direkt auf der Arbeitsachse angebracht. Auf diesen Ringen liegen nun andrerseits die beiden Federn f und f' auf, welche den Schleifkontakt vermitteln. f steht mit der Spule von l, f' mit derjenigen von r in leitender Verbindung.

In der Figur ist bei d gerade Kontakt. Es berührt die auf e angebrachte, durch eine exzentrische Schraube justierbare kleine Platiniridiumplatte die schmale Platiniridiumleiste, die ihr bei d gegenüberliegt. Im Momente des Kontakts wird d etwas zurückgedrückt, wodurch das am andern Hebelarm befindliche Häkchen sich eine Spur in entgegengesetzter Richtung bewegt. Dadurch wird der Hebel n ausgehakt und von einer kleinen Spiralfeder (die nicht eingezeichnet ist) nach links zurückgezogen. In diesem Augenblick ist

das Uhrwerk arretiert, weil dann eine mit *r* in Verbindung stehende Gabel zwischen die Windflügel eingreift und diese aufhält. Die Arretierung dauert so lange, bis die Kontaktuhr den Strom wieder schließt. Derselbe geht, von *c* kommend, durch die den Eisenkern *m* umgebende Spule, zieht den Anker an, wodurch die Windflügel wieder frei werden. Weiterhin geht der Strom durch *d* nach *e*, dann über *i* und *f* durch die Spule des Eltektromagneten *l*, von dort nach *i* und zum Akkumulator zurück; der Anker von *l* wird angezogen, *k* greift in *h* ein, *h'* infolgedessen in *s* und das große Rad mit Kreisteilung wird gedreht. Diese Drehung dauert so lange, bis eine andere Kontaktklemme *d* berührt, da hierdurch ja *d* etwas zurückgedrückt und das Uhrwerk angehalten wird. Sobald das große Rad seine Bewegung beginnt, wird natürlich der Strom geöffnet. Wenn die Kontaktklemme *e' d* berührt, so wird bei Stromschluß sich das große Rad in entgegengesetzter Richtung bewegen müssen, da jetzt der Strom über *i'* und *f'* zur Spule des Elektromagneten *r* geht, folglich *k'* nach unten gezogen wird und *h* in *s* eingreift. Man versteht jetzt leicht, daß der Apparat es gestattet, Pflanzenorgane in den verschiedensten Lagen intermittierend zu reizen, und zwar ist nicht nur die Kombination zweier sonder vieler Reizlagen möglich. Außerdem kann die Richtung, in der die Bewegung von einer in die andere Lage erfolgen soll, durch Anbringen der entsprechenden Kontaktklemmen nach Belieben bestimmt werden. Dies ist, wie sich in den letzen Kapiteln dieser Arbeit zeigen wird, für verschiedene Versuche sehr wesentlich.

Allerdings ist es mit Hilfe der beschriebenen Vorrichtung nicht möglich, Winkel miteinander zu kombinieren, die kleiner sind als 5°. Für meine Zwecke reichte dies vollständig aus. Ich werde demnächst an anderer Stelle einen Apparat beschreiben, der erheblich kleinere Winkel zu kombinieren gestattet und außerdem verschiedene wesentliche Vereinfachungen besitzt. Er wird zugleich so konstruiert sein, daß er sich bequem auf den Pfefferschen Klinostaten, der als Laufwerk dient, aufsetzen läßt. Hier handelt es sich nur darum, die Konstruktion des Apparates näher mitzuteilen, der mir für die später zu besprechenden Versuche zur Verfügung stand und mir hierbei gute Dienste geleistet hat.

Der obigen Besprechung ist noch folgendes hinzuzufügen. Außer *e* und *e'* läßt sich noch eine dritte Art von Kontaktklemmen auf dem großen Rad anbringen. Hat eine solche Klemme bei *d* Kontakt, und erfolgt nun Stromschluß, so bewegt sich das Rad

immer in derselben Richtung weiter, in der es angekommen ist, gleichgültig, ob es sich vorher im Sinne des Uhrzeigers oder im entgegengesetzten gedreht hat. Auf diese Weise ist es also beispielsweise möglich, drei Stellungen *a b c* so miteinander zu kombinieren, daß das Rad sich von *a* nach *b* bewegt, dort eine Zeitlang anhält, dann in der gleichen Richtung weitergeht nach *c*; wenn in *a* eine Klemme *e*, in *c* eine Klemme *e'* Kontakt gibt, in *b* die dritte, eben genannte Art (*e''*), so wird bei Stromschluß in *c* das Rad sich zurückdrehen bis nach *b* uud von hier dann, wieder in gleicher Richtung weiter gehend, nach *a*. Die Einrichtung, die dieses Funktionieren von *e''* ermöglicht, ist folgende. *e''* ist auf das große Rad isoliert aufgesetzt und steht weder mit *i* noch mit *i'* in leitender Verbindung. Anstatt dessen berührt die Klemme *e''* an der nach *m* gewandten Seite, wenn sie sich in der gleichen Stellung befindet wie *e* in Fig. 1, ein kleines Platinblech (in der Figur nicht gezeichnet), das in direkter leitender Verbindung, unter Umgehung der Elektromagneten *l* und *r*, mit *t* steht. Auf diese Weise ist vermieden, daß eine Umschaltung der Drehungsrichtung eintritt, wenn der Strom durch das System geht. Es wird dann nur das Laufwerk in Gang gesetzt.

Es erübrigt noch, auf die in der Figur mit *z* bezeichnete Einrichtung kurz einzugehen. Bei der Kombination mehrerer ungleich weit entfernter Reizlagen werden natürlich die Bewegungen von einer zur andern verschieden lange Zeiten in Anspruch nehmen, da die Arbeitsachse ja eine konstante Umdrehungsgeschwindigkeit hat. Wenn nun die Kontaktuhr beispielsweise so eingestellt ist, daß sie alle 10 Minuten Kontakt gibt, so werden dadurch Fehler entstehen, da zu den 10 Minuten auch die Zeit zu rechnen ist, während der sich das Pflanzenorgan von einer Reizlage in die andere bewegt. Dieser Fehler fällt besonders dann schwer ins Gewicht, wenn die Zeit während der Bewegung von einer in die andere Reizlage im Verhältnis zu dem Zeitintervall zwischen zwei Stromschlüssen groß ist, ferner, wenn von dem letzteren jeweils verschiedene Zeitgrößen subtrahiert werden. Die Reizung des Blattes in den verschiedenen Lagen würde also nicht 10 Minuten, sondern etwa im einen Falle $10-a$, im anderen $10-b$ Minuten, worin $a \gtrless b$, betragen.

Um diesen Fehler nach Möglichkeit auszuschalten, ist dafür gesorgt, daß die an der Kontaktuhr an Stelle des Minutenzeigers angebrachte Scheibe, welche die Auslösung des Stromschlusses

vermittelt (vgl. unten stehende Beschreibung), arretiert wird, solange die Arbeitsachse *b* des Apparates sich dreht. Das wird auf folgende einfache Weise erreicht. Auf der Figur sehen wir bei *z* eine kleine leicht drehbare Zelluloidplatte, auf welcher ein an *e* befindliches Rädchen schleift. Dadurch wird das Plättchen gegen die kleine Metallfeder, die es auf der anderen Seite berührt, angepreßt und drückt diese ein wenig zurück. Der an dieser Metallfeder bei *z* befindliche kleine Stift, der vorher mit dem ihr parallel gerichteten Metallplättchen in Berührung war, wird jetzt etwas entfernt und dadurch wird der Stromkreis, der vorher, von der Kontaktuhr kommend, durch Metallfeder und -plättchen ging, geöffnet. Die Scheibe der Kontaktuhr kann sich jetzt drehen, während das große Rad des Apparats in der gezeichneten Stellung in Ruhe ist. Beginnt dieses zu rotieren, so wird bei *z* der Kontakt hergestellt. Dadurch wird ein an der Kontaktuhr befindlicher kleiner Elektromagnet angezogen. Dieser steht in Verbindung mit einem Hebel, der dann gegen die Scheibe gepreßt wird und diese anhält, während das Uhrwerk, das die Scheibe sonst mitnimmt, weiterläuft. Der hierzu erforderliche Strom wird nur von einem Akkumulator der Batterie geliefert, der bei *c* in den Apparat eintretende Strom dagegen von der ganzen Batterie, deren Spannung 6—8 Volt betragen muß.

Die Kontaktuhr ist ein gewöhnliches Uhrwerk; an Stelle des Minutenzeigers ist, wie oben bemerkt, die erwähnte Kontaktscheibe aufgesetzt (vgl. Fig. 3). Dieselbe hat einen Durchmesser von 12 cm; an der Peripherie sind in gleichen Abständen 60 kleine Einschnitte angebracht. Die Bewegung von einem Einschnitt zum andern dauert also eine Minute. Eine kleine Metallfeder, genau so beschaffen wie die bei *z* (vgl. obige Beschreibung), schleift auf der Peripherie der Kontaktscheibe. Jedesmal wenn der kleine Vorsprung (ähnlich dem, der in der Figur das Zelluloidplättchen berührt) in einen Einschnitt gelangt, wird ebenso wie bei *z* Kontakt hergestellt und dadurch der Stromkreis geschlossen, der durch den Apparat geht und die Tätigkeit des Laufwerkes auslöst. In direkter Nähe eines jeden Einschnitts ist die Scheibe durchbohrt. Es können in diese Durchbohrungen kleine Stifte eingeschoben werden, welche ein klein wenig hervorragen und dadurch verhindern, daß der kleine Vorsprung des Metallplättchens beim Vorübergehen in den Einschnitt eingreift. Auf diese Weise ist es möglich die verschiedensten Zeitintervalle miteinander zu kombinieren. Neuerdings sind die Kom-

binationsmöglichkeiten verschiedener Zeitintervalle dadurch noch wesentlich erhöht worden, daß an Stelle der einen zwei gegeneinander verschiebbare mit Einschnitten versehene Scheiben angebracht sind. Ich werde hierauf an anderer Stelle zurückkommen.

Der Topfhalter, welcher vermittels eines mit zwei Kreuzgelenken versehenen Zwischenstücks an *b* befestigt wird, besteht aus einer Gabel, in welcher zwei drehbare Klammern laufen. Diese halten den Topf. Die Pflanze kann dadurch leicht in jede gewünschte Stellung gebracht werden. Das ganze läuft auf Kugellager und ist ebenfalls drehbar. Hierüber gibt die nach einer Photographie reproduzierte Fig. 2 (S. 23) Aufschluß.

Die Zeit einer Umdrehung beträgt bei dem Laufwerk zwei Minuten, bei der Arbeitsachse eine Minute. Toter Gang, der für die Versuche störend sein könnte, ist ausgeschlossen.

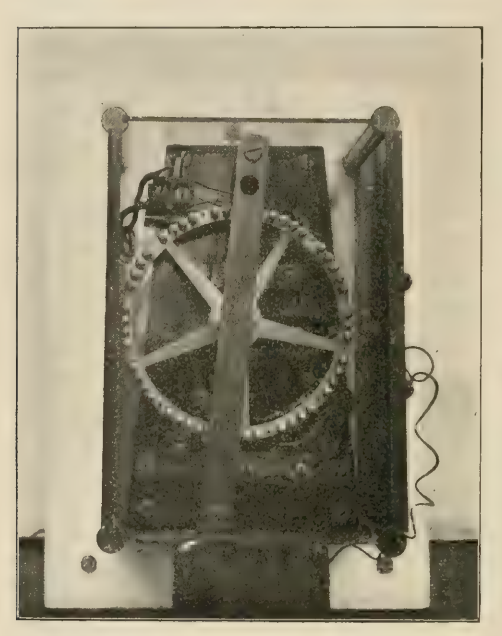


Fig. 3.
Kontaktuhr, von oben gesehen, um die Kontaktscheibe mit den Metallstiften zu zeigen. Rechts unten befindet sich der Hebel, welcher an die Scheibe gepreßt wird und sie festhält, während das große Rad an der Arbeitsachse des Apparates sich dreht. Oben ist die Vorrichtung, durch welche der Strom geschlossen wird, wenn sie in einen kleinen Einschnitt der Kontaktscheibe eingreift.

III. Terminologisches.

Der Einfachheit und Klarheit halber will ich hier einige Bemerkungen terminologischer Natur einschalten. Zuerst sollen für die verschiedenen Reiz- bezw. Ruhelagen der Blätter einfache Bezeichnungen eingeführt werden, damit im folgenden weitere Erklärungen und Umschreibungen überflüssig sind. Wir gehen aus von derjenigen Horizontalstellung des Blattes, bei welcher die Oberseite zenithwärts gewandt ist. Diese Lage möge als normale

Horizontallage bezeichnet werden. Wird ein Blatt, welches sich in dieser Lage befindet, um den Mittelnerven als Achse oder in der Medianebene gedreht, sodaß es zwar horizontal liegt, aber die Unterseite nach oben gekehrt ist, so sprechen wir von der inversen Horizontallage. Wird es nur um 90°, und zwar in der zur medianen senkrechten Ebene gedreht, sodaß also der Mittelnerv horizontal, die Spreite aber senkrecht steht, so soll diese Stellung die Flankenlage genannt werden. Gehen wir von der normalen Horizontallage oder von der Flankenstellung aus und drehen das Blatt in vertikaler Ebene um 90° zenithwärts, so sind Mittelnerv und Spreite senkrecht gerichtet: obere Vertikallage. Das Gegenstück zu dieser bildet die untere Vertikallage, bei welcher Mittelnerv und Spreite ebenfalls senkrecht, die Blattspitze aber nach unten gekehrt ist. Zwischen diesen Lagen gibt es natürlich beliebig viele Mittelstellungen, die sich durch die Größe des Winkels, den das Blatt mit der Horizontalen bildet, ausdrücken lassen. Die normale Horizontallage sei die Lage 0°. Alle Winkellagen, welche das Blatt passiert, wenn es von dieser aus in der Medianebene durch die obere Vertikalstellung bis in die inverse Horizontallage gedreht wird, sollen mit positivem Vorzeichen versehen werden. Die obere Vertikallage selbst wäre also die Lage + 90°, die Stellung genau zwischen dieser und der inversen Horizontalebene = + 135° u. s. f. Findet umgekehrt die Drehung von der normalen Horizontallage aus durch die untere Vertikallage statt, so erhalten die Winkel negatives Vorzeichen. Der letzteren entspräche also der Winkel — 90°, die inverse Horizontallage würde das Zeichen ± 180° oder einfach 180° erhalten.

Da andere Reizlagen als die genannten in der vorliegenden Arbeit keine Erwähnung finden, sollen für sie zunächst keine Bezeichnungen eingeführt werden.

Der zum Mittelnerven (der Längsachse) des Blattes senkrecht stehende, in der Blattebene liegende größte Querdurchmesser der Spreite soll die Querachse heißen.

Einige kurze Bemerkungen möchte ich noch an die beiden Begriffe Tropismus und Nastie knüpfen. Pfeffer (1904 S. 547) definiert als tropistische Bewegungen oder Tropismen „alle diejenigen Reaktionen, bei denen die Richtung der ausgelösten Bewegungen, und somit die endliche Orientierung des Organs, in bestimmter Beziehung zur Angriffsrichtung des auslösenden Agens steht.“ In

dieser allgemeinsten Definition sind die Taxieen, bei denen es sich um freie Ortsbewegungen handelt, eingeschlossen. Ihnen gegenüber können wir als Tropismen im engeren Sinne die Krümmungsbewegungen, denen das oben genannte Kriterium zukommt, verstehen.

Vielfach findet man als Nastieen solche Krümmungen bezeichnet, die auf diffusen Reiz hin erfolgen. Damit ist indessen eine hinreichende Charakterisierung dieser Erscheinungen nicht gegeben. Nehmen wir an, ein Blatt werde um die horizontale Klinostatenachse so gedreht, daß es sich von der oberen Vertikallage usw. bewegt, und das Blatt krümme sich, so könnte diese Krümmung, obwohl der Reiz diffus wirkt, eine rein tropistische sein. Sie könnte aus der Summation bestimmt gerichteter Schwerkraftreize resultieren. Infolge der physiologischen Dorsiventralität des Blattes würden diese sich eben nicht gegenseitig aufheben. Es könnte sich aber in diesem Falle auch um Nastie handeln, oder Nastie könnte wenigstens beteiligt sein. Das Vorhandensein einer nastischen Krümmung ist dann als erwiesen zu betrachten, wenn gezeigt ist, daß die Richtung der Reaktion durch die physiologische Beschaffenheit des Organs bestimmt ist. Eine nastische Reaktion dorsiventraler Organe kann sowohl durch einseitig wirkende wie durch diffuse Reize ausgelöst werden; der Unterschied ist zwischen Nastie und Tropismus nur der, daß es bei einseitiger Wirkung im ersteren Falle für den Erfolg ganz gleichgültig ist, in welcher Richtung der Reiz angreift, im zweiten dagegen nicht. Daß physiologisch radiäre Organe nastischer Reaktionen nicht fähig sind, bedarf keiner Erwähnung.

Halten wir uns an obige Definitionen, so ist es trotzdem im Einzelfalle nicht immer leicht, die Entscheidung zu treffen, ob Tropismus oder Nastie vorliegt, besonders dann, wenn wir es mit labiler Induktion der Dorsiventralität zu tun haben. Hierauf hat Pfeffer ausführlich hingewiesen. Gleichwohl möchte ich mich auf Grund dieser Tatsache nicht der Klassifikation Czapeks (1898 S. 286) anschließen, der die Nastieen als eine Unterabteilung der tropistischen Erscheinungen betrachtet.

Was unter epinastischer und hyponastischer Krümmung verstanden werden soll, dürfte jetzt nach dem, was in diesem und im ersten Kapitel (S. 4) gesagt ist, klar sein.

Da wir nun einer Krümmung nicht ohne weiteres ansehen können, ob sie eine tropistische oder nastische oder eine Kombination beider ist, so wird es nützlich sein allgemeine Bezeichnungen einzuführen, die über die Natur der Reaktion nichts aussagen. Es sollen diejenigen Krümmungen, welche durch Verlängerung der Oberseite des Blattes (bezw. nur des Blattstiels oder Gelenks) bedingt sind, dorsalkonvexe oder kurz konvexe, diejenigen, die durch Verlängerung der Unterseite zustandekommen, dorsalkonkave oder kurz konkave genannt werden.

IV. Wachstum der Blattstiele und Krümmungsmechanik.

Es wurde schon erwähnt, daß in der vorliegenden Arbeit nur Wachstumskrümmungen behandelt werden sollen. Wenn den *Lophospermum*-Blättern volle Bewegungsfreiheit ermöglicht ist, so ist die Lamina an den unter dem Einfluß der Schwerkraft erfolgenden Krümmungen unbeteiligt, diese erfolgen allein durch Wachstumsänderungen im Blattstiel. Ich habe zuerst das normale Längenwachstum ungekrümmter Blattstiele gemessen, um zu bestimmen, in welcher Weise es sich auf die einzelnen Zonen verteilt. Soweit mir bekannt, liegen eingehendere Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele nur von Uhlitzsch (1887) vor. Uhlitzsch kommt u. a. zu dem Resultat, daß das Längenwachstum bei den Stielen vieler Blätter, solange es überhaupt statthat, über den ganzen Stiel, oft ohne daß ein besonderer „Vegetationspunkt" kenntlich wird, bei anderen dagegen, wenigstens von einem gewissen Alter an, auf eine bestimmte Zone beschränkt ist. Junge Blattstiele wachsen zuerst immer ihrer ganzen Länge nach. Oft macht sich die Bevorzugung einer oder zweier Regionen bemerkbar. Die Region des stärksten Wachstums liegt meistens an der Spitze des Stiels, also in der Nähe der Ansatzstelle der Spreite. Uhlitzsch beobachtete weitgehende individuelle Verschiedenheiten, die sich nicht nur auf die Blätter verschiedener Individuen der gleichen Art, sondern auch auf Blätter des gleichen Individuums erstrecken können. So zeigen sich in den Wachstumszonen oft große Verschiebungen die Wachstumsverteilung im Stiel kann an einem Tage eine ganz andere sein, wie am darauf folgenden; eine Zone, die an einem Tage gewachsen ist, kann am nächsten ihr Wachstum einstellen, am darauf folgenden sich wieder verlängern usw.

Derartige Verschiedenheiten und Unregelmäßigkeiten zeigen sich sehr ausgeprägt auch bei den *Lophospermum*-Blattstielen, wie das aus den folgenden Tabellen ersichtlich ist. Ich bemerke, daß die beobachteten Pflanzen in einem Gewächshaus standen und von oben beleuchtet wurden. Das Seitenlicht war durch schwarze Vorhänge abgeblendet. Somit veränderten die Blätter während ihres Wachstums ihre horizontale Lage nicht und die Stiele blieben im allgemeinen gerade. Da es mir zunächst hauptsächlich darauf ankam, ein Urteil über die Verteilung des Wachstums im Blattstiel zu gewinnen, war es nicht nötig, die Pflanzen in konstanter Temperatur zu halten. Die Temperatur des Gewächshauses schwankte zwischen 16 und 22 °, nur sehr selten wurden diese Werte nach oben oder unten ein wenig überschritten.

Die Wachstumsmessungen wurden mit dem Leitzschen Horizontalmikroskop vorgenommen. Der Mikrometerwert betrug 0,0747 der Ablesefehler höchstens 0,3 Teilstriche. In den untenstehenden Tabellen sind die Längen in mm angegeben. — In der üblichen Weise wurden mit einem Stäbchen aus weichem Holz (Pinsel zu verwenden ist wegen der Behaarung der Blattstiele nicht zweckmäßig) Tuschemarken aufgetragen. Deren Form wurde genau aufgezeichnet und von jedem ein charakteristischer Punkt ins Auge gefaßt, deren Entfernungen abgelesen wurden. Natürlich ist es auf diese Weise nicht möglich von Zonen auszugehen, die genau gleiche Länge haben. In den folgenden Tabellen sind deshalb immer in der ersten Kolumne die Entfernungen der aufeinander folgenden Tuschemarken bei der ersten Ablesung angegeben. Die Reihenfolge dieser Zahlen ist so gewählt, daß die oberste die Entfernung der beiden obersten, also der Blattspreite zunächst gelegenen Marken bedeutet u. s. f. In den Doppelkolumnen, die sich rechts an die eben erwähnte Kolumne anschließen, finden sich die Zuwachsgrößen der einzelnen Zonen (Entfernungen zweier Tuschemarken) angegeben, und zwar sowohl ihrem absolutem Werte nach (linke Seite der Doppelkolumne) als nach Umrechnung in Prozente der Zonenlänge (rechte Seite d. D.) — Die Tuschemarken wurden auf eine Flanke des Blattstiels aufgetragen. Alle in diesem Kapitel verzeichneten Messungen beziehen sich auf *Lophospermum*-Blätter.

Tabelle I.

1. Ablesung 11. 8. 10 Vm.	2. Ablesung 18. 8. 5 Nm.		3. Ablesung 23. 8. 10 Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
3,227	0,471	12,72	0,486	11,61
3,010	0,388	11,43	0,381	10,08
2,927	0,349	11,31	0,284	7,90
3,384	0,344	9,22	0,232	5,85
3,682	0,344	8,53	0,247	5,77
2,965	0,254	7,89	0,217	6,30
3,398	0,314	8,45	0,187	4,79
3,287	0,232	6,58	0,217	5,80
3,931	0,261	7,73	0,202	5,63
Summe: **29,811**	Summe: **2,957**	Mittelwert: **9,32**	Summe: **2,459**	Mittelwert: **7,08**

Tabelle II.

1. Ablesung 12. 8. 5 Nm.	2. Ablesung 17. 8. 11 Vm.		3. Ablesung 18. 8. $10^3/_4$ Vm.		4. Ablesung 21. 8. $12^1/_4$ Nm.		5. Ablesung 24. 8. $4^1/_2$ Nm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
2,465	0,418	14,51	0,067	2,28	0,142	4,59	0,344	10,00
3,585	0,553	13,36	0,082	1,95	0,217	4,88	0,254	5,41
3,549	0,269	7,04	0,142	3,98	0,224	5,36	0,351	7,76
3,107	0,172	5,24	0,149	2,55	0,142	3,98	0,299	7,72
3,137	0,112	3,45	0,112	3,33	0,164	4,66	0,269	7,09
2,260	0,127	5,67	0,120	4,96	0,112	4,45	0,172	6,39
4,773	0,090	1,84	0,179	3,56	0,179	3,43	0,329	5,99
2,555	0,000	0,00	0,060	2,88	0,157	5,66	0,179	6,08
3,660	0,074	1,19	0,097	2,53	0,082	2,10	0,225	5,41
Summe: **29,091**	Summe: **1,815**	Mittelw.: **5,81**	Summe: **1,008**	Mittelw.: **3,11**	Summe: **1,419**	Mittelw.: **4,35**	Summe: **2,422**	Mittelw.: **6,87**

Tabelle III.

1. Ablesung 11.8. 4 Nm.	2. Ablesung 14. 8. $3^1/_2$ Nm.		3. Ablesung 19 8. $5^1/_4$ Nm.		4. Ablesung 24. 8. 4 Nm.		5. Ablesung 29. 8. $11^1/_2$ Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
4,154	0,441	9,59	0,725	13,63	1,523	22,27	0,964	12,63
3,152	0,321	9,25	0,388	10,14	1,098	22,13	0,568	10,28
3,428	0,372	5,06	0,388	9,27	1,053	20,04	0,545	9,42
3,944	0,329	7,69	0,471	9,92	0,896	15,90	0,448	7,36
4,295	0,335	7,26	0,351	7,05	0,545	9,86	0,299	5,13
4,878	0,366	6,70	0,299	6,88	0,612	9,95	0,232	3,63
4,870	0,358	6,86	0,142	2,64	0,471	8,06	0,074	1,26
3,885	0,411	9,56	0,127	2,87	0,291	6,18	0,000	0,00
Summe: **32,606**	Summe: **3,051**	Mittelw.: **7,74**	Summe: **2,889**	Mittelw.: **7,80**	Summe: **6,489**	Mittelw.: **14,30**	Summe: **3,130**	Mittelw.: **6,21**

Tabelle IV.

1. Ablesung 11.8. 5 Nm.	2. Ablesung 14. 8. 4 Nm.		3. Ablesung 19. 8. $5^1/_2$ Nm.		4. Ablesung 24. 8. $4^1/_4$ Nm.		5. Ablesung 29. 8. $11^3/_4$ Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
4,242	0,403	8,65	0,807	14,79	1,269	18,89	0,911	11,94
3,399	0,321	8,64	0,500	11,86	0,829	16,43	0,538	9,62
3,810	0,224	5,55	0,523	11,48	0,822	15,28	0,448	7,69
3,922	0,149	3,75	0,403	9,02	0,605	11,92	0,321	5,95
3,899	0,134	3,33	0,276	6,41	0,344	7,38	0,276	5,61
3,847	0,082	2,09	0,224	5,39	0,217	4,96	0,217	4,72
3,063	0,052	1,68	0,157	4,79	0,172	4,99	0,037	1,05
3,885	0,074	1,89	0,164	3,99	0,231	5,32	0,052	1,19
3,944	0,030	0,76	0,179	4,32	0,179	3,53	0,000	0,00
Summe: **34,011**	Summe: **1,469**	Mittelw.: **4,09**	Summe: **3,233**	Mittelw.: **8,01**	Summe: **4,668**	Mittelw.: **8,74**	Summe: **2,800**	Mittelw.: **5,31**

Tabelle V.

1. Ablesung 9. 8. $4^1/_2$ Nm.	2. Ablesung 11. 8. $10^1/_2$ Vm.		3. Ablesung 13. 8 5 Nm.		4. Ablesung 17. 8. $9^1/_2$ Vm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
4,094	0,105	2,49	0,127	2,94	0,164	3,62
2,645	0,254	8,76	0,105	3,40	0,112	3,62
3,600	0,321	8,19	0,187	4,54	0,120	2,83
3,048	0,067	2,16	0,105	3,25	0,090	2,71
2,853	0,134	4,50	0,134	4,31	0,090	2,79
2,823	0,149	5,14	0,120	3,86	0,082	2,59
2,689	0,112	4,00	0,120	4,09	0,045	1,52
2,715	0,134	4,62	0,105	3,47	0,045	1,46
2,652	0,097	3,53	0,090	3,16	0,045	1,53
3,474	0,015	0,43	0,097	2,71	0,074	2,04
Summe: **30,593**	Summe: **1,388**	Mittelwert: **4,38**	Summe: **1,190**	Mittelwert: **3,57**	Summe: **0,867**	Mittelwert: **2,47**

Tabelle VI.

1. Ablesung 9. 8. 5 Nm.	2. Ablesung 11. 8. 12 Vm.		3. Ablesung 13. 8. $6^3/_4$ Nm.		4. Ablesung 21. 8. 11 Vm.		5. Ablesung 26. 8.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
4,922	0,344	6,53	0,149	2,76	0,725	11,80	0,777	11,23
4,422	0,224	4,82	0,224	4,60	0,545	10,08	0,500	8,46
4,721	0,321	6,52	0,246	4,66	0,314	5,60	0,478	7,86
4,639	0,306	6,19	0,172	3,36	0,276	5,12	0,426	7,32
4,358	0,232	5,04	0,172	3,60	0,224	4,49	0,351	6,57
4,415	0,276	5,89	0,127	2,63	0,149	3,01	0,276	5,27
4,460	0,149	3,24	0,134	2,83	0,127	2,61	0,217	4,26
4,886	0,134	3,37	0,097	1,90	0,097	1,86	0,254	4,66
3,593	0,090	2,43	0,030	0,81	0,022	0,60	0,282	6,73
3,974	0,037	0,93	0,097	2,36	0,012	0,36	0,090	2,09
3,735	0,000	0,00	0,120	3,10	0,022	0,58	0,052	1,33
4,109	0,000	0,00	0,090	2,18	0,000	0,00	0,037	0,88
Summe: **50,234**	Summe: **2,113**	Mittelw.: **3,75**	Summe: **1,658**	Mittelw.: **2,90**	Summe: **2,513**	Mittelw.: **3,84**	Summe: **3,740**	Mittelw.: **5,56**

Tabelle VII.

1. Ablesung 9. 8. 4¼ Nm.	2. Ablesung 11. 8. 10 Vm.		3. Ablesung 13. 8. 6 Nm.		4. Ablesung 16. 8. 10½ Vm.		5. Ablesung 19. 8. 4½ Nm.		6. Ablesung 24. 8. 5 Nm.	
Entfernung der aufeinander folgenden Tuschemarken in mm	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge	Absolute Zuwachsgröße pro Zone in mm	Zuwachsgröße in % der Zonenlänge
3,436	0,217	5,82	0,306	7,74	0,239	5,69	0,366	8,02	0,538	10,56
1,793	0,134	6,98	0,224	10,42	0,187	7,99	0,097	3,99	0,269	9,92
3,852	0,179	4,48	0,202	4,81	0,269	6,02	0,299	6,27	0,403	7,80
3,093	0,179	6,80	0,187	6,61	0,224	7,35	0,164	5,24	0,164	4,87
4,572	0,284	5,85	0,224	4,51	0,269	5,03	0,366	6,55	0,321	5,32
3,205	0,157	4,67	0,157	4,46	0,194	5,23	0,239	6,05	0,276	6,54
3,010	0,134	4,28	0,164	4,93	0,164	4,73	0,127	3,53	0,142	3,79
2,950	0,149	4,82	0,164	5,03	0,112	3,32	0,134	3,83	0,142	3,89
2,915	0,007	0,39	0,172	7,99	0,074	2,36	0,164	4,94	0,074	2,20
4,034	0,060	1,46	0,239	5,51	0,164	3,65	0,120	2,61	0,074	1,61
Summe: **32,860**	Summe: **1,500**	Mittelw.: **4,56**	Summe: **2,039**	Mittelw.: **6,20**	Summe: **1,896**	Mittelw.: **5,14**	Summe: **2,076**	Mittelw.: **5,10**	Summe: **2,403**	Mittelw.: **5,65**

Aus den Tabellen geht zunächst in Übereinstimmung mit Uhlitzsch's Befunden hervor, daß das Wachstum der Blattstiele ein sehr unregelmäßiges ist. Wir haben hier keine so ausgesprochene Wachstumszone, wie etwa bei einer Keimwurzel. Die Blattstiele von *Lophospermum* wachsen vielmehr während langer Zeit ihrer ganzen Länge nach, allerdings zeigt sich regelmäßig in den oberen Zonen ein stärkeres Wachstum, in den basalen Regionen meist das schwächste. Bei älteren noch wachsenden Blattstielen kann hier das Wachstum überhaupt eingestellt sein. Einen gleichmäßigen Abfall der Wachstumsgröße von der Spitze nach der Basis hin finden wir dagegen nur selten; er ist beispielsweise in Tab. III, 5. Ablesung verwirklicht. In den meisten Fällen zeigt die Kurve neben dem einen Maximum ein bis mehrere größere oder kleinere Erhebungen. Diese liegen durchaus nicht immer in der gleichen Zone, sondern sie können sich im Laufe der Zeit vielfach verschieben. Eine Gesetzmäßigkeit in dem Sinne, wie sie Uhlitzsch für einige Objekte mitteilt, daß die Zuwachs zeigenden Regionen immer da liegen, wo tags zuvor die ruhenden gelegen hatten, ist bei *Lophospermum* nicht zu konstatieren.

Indem ich wegen weiterer Einzelheiten auf die Tabellen verweise, gehe ich nun dazu über, die Wachstumsverhältnisse bei den Krümmungsbewegungen kurz zu besprechen. Es lag mir vor allem daran, zu entscheiden, ob bei den Blattstielkrümmungen Wachstumsbeschleunigung stattfindet und ob eventuell Blattstiele, die ihr Wachstum eingestellt haben, durch geotropische Reizung zu erneutem Wachstum angeregt werden können. Man wird bei derartigen Untersuchungen zuerst daran denken, sich der statistischen Methode zu bedienen. Die großen individuellen Differenzen, von denen wir uns bei den oben mitgeteilten Wachstumsmessungen überzeugen konnten, lassen indessen diesen Weg als sehr ungeeignet erscheinen. Es wäre hier gewiß dasselbe negative Resultat zu erwarten gewesen, zu dem z. B. Luxburg (1905) bei seinen Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Krümmung bei einigen Objekten infolge zu großer individueller Verschiedenheiten gekommen ist. Von der Annahme ausgehend, daß sich gegenüberliegende, aus demselben Knoten entspringende Blätter relativ ähnlich verhalten, versuchte ich zuerst, nach Längsspaltung des Stengels ein Blatt in eine geotropische Reizlage zu bringen und sein Wachstum während bezw. vor und nach der Krümmung zu messen, während das gegenüberliegende Vergleichsblatt in der Ruhelage blieb und gleichfalls gemessen wurde. Es stellte sich jedoch heraus, daß auch zwischen zwei Nachbarblättern die individuellen Differenzen zu groß waren und somit auf diesem Wege sich keine zufriedenstellenden Resultate erhalten ließen. Daher war nur durch sukzessive Beobachtung ein und desselben Blattes etwas zu erreichen. Ich verfuhr in folgender Weise. Die Pflanzen, deren Blätter untersucht werden sollten, wurden aus dem Oberlichthause in ein Dunkelzimmer gebracht, dessen Temperatur sich während der Beobachtungszeit ziemlich konstant hielt (vergl. die Angaben hierüber in den Versuchsprotokollen). Hier blieben sie zuerst einen Tag, ehe die erste Wachstumsmessung vorgenommen wurde, oder die erste Ablesung wurde sogleich ausgeführt. Ein störender Einfluß dieses Bedingungswechsels machte sich nicht geltend. Es wurde nun festgestellt, wie groß das Wachstum in 24 Stunden war; die Blätter blieben während dieser Zeit in der normalen Horizontallage bezw. in einer ganz wenig nach unten geneigten Stellung. Darauf wurden sie in eine Reizlage gebracht und nach 24 Stunden, nachdem die Krümmung stattgefunden hatte, wiederum das Wachstum gemessen. Die Messungen erstreckten sich stets auf

Ober- und Unterseite des Blattstiels; aus den erhaltenen Werten wurde dann das Wachstum der Mittellinie berechnet. Meine Untersuchungen betreffen hauptsächlich Blätter, die sich konvex krümmten, doch kann es nach dem mir vorliegenden Beobachtungsmaterial kaum einem Zweifel unterliegen, daß sich konkav krümmende Blätter im wesentlichen genau so verhalten. Aus den unten mitzuteilenden Tabellen, die die Protokolle einiger Beobachtungsserien wiedergeben, geht hervor, daß bei der Krümmung das Wachstum der Mittellinie beschleunigt wird; nur in einem Falle (Tab. V) habe ich dies nicht beobachtet. Natürlich mußte eine Reihe von Kontrollversuchen angestellt werden, um zu konstatieren, daß diese Beschleunigung wirklich durch die Krümmung veranlaßt wird. Ich beobachtete daher eine Anzahl Blätter unter gleichen Temperaturbedingungen mehrere Tage im Dunkeln, während sie in der geotropischen Ruhelage verblieben. Niemals ließen sich an aufeinander folgenden Tagen erhebliche Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit nachweisen. Derartige Kontrollversuche waren ja schon deshalb nötig, weil man vielleicht annehmen könnte, daß die von Prantl (1873) festgestellte Wachstumsbeschleunigung der Blätter im Dunkeln eventuell bei *Lophospermum* allmählich einsetzen und erst nach einigen Tagen ihr Maximum erreichen könnte, Dem war jedoch nicht so; wären die Versuche längere Zeit fortgesetzt worden, so würde sich sicher Verlangsamung des Wachstums (infolge des zunehmenden Alters), nicht aber Beschleunigung ergeben haben.

Da es in den folgenden Tabellen nur auf Vergleichswerte ankommt, sind die einzelnen Ablesungen direkt in Teilstrichen des Okularmikrometers angegeben. Da der Mikrometerwert 0,0747 beträgt, entspricht also einem Teilstrich 0,0747 mm. Zur Erläuterung der Tabellen sei noch hinzugefügt, daß für die Reihenfolge der Tuschemarken dasselbe gilt, was bereits oben für die Wachstumsmessungen ungekrümmter Blätter gesagt wurde. Die oberste Zahl in der jeweils ersten und vierten Vertikalreihe bezeichnet also die Entfernung der beiden dem Spreitenansatz zunächst gelegenen Tuschemarken.

Zu diesen wie zu allen folgenden Versuchen konnten ganz junge Blätter nicht verwendet werden, da diese sich im Dunkeln meist erheblich senken und diese Krümmungen auch durch längere vorherige Kultur in schwachem Oberlicht nicht zu verhindern sind. Auch bei älteren Blättern können nach dieser Vorbehandlung

schwache Bewegungen auftreten, wenn sie in der normalen Horizontallage ins Dunkle gebracht werden. Für die folgenden Beobachtungen spielten diese kleinen Abweichungen keine große Rolle. Viel wichtiger war es bei den in den nächsten Kapiteln zu besprechenden Versuchen, über Blätter zu verfügen, die keine Schlafbewegungen aufwiesen. Hier wurde das Material mit größter Sorgfalt ausgewählt. Übrigens ist es bei einiger Übung in vielen Fällen möglich, den Blättern schon vorher anzusehen, ob sie im Dunkeln ihre Stellung verändern werden oder nicht.

Versuch 1.

Zwischen 1. und 2. Ablesung Stellung der Pflanze nicht verändert. Das Blatt hat sich während dieser Zeit ein klein wenig gesenkt. Es wird nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage gebracht. Am folgenden Tage (3. Ablesung) ist eine Krümmung um 90° (Wiedereinrücken in die normale Horizontallage) eingetreten.

Temperatur schwankte zwischen 17,2° und 18,0°, erreichte nur einmal vorübergehend 18,5°.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 11. 9. 4½ Nm.	2. Ablesung 12. 9. 5 Nm.	3. Ablesung 13. 9. 5^{30} Nm.	1. Ablesung 11. 9. 4^{20} Nm.	2. Ablesung 12. 9. 4^{45} Nm.	3. Ablesung 13. 9. 4^{45} Nm.
Entfernung der Tuschemarken in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen	Entfernung der Tuschemarken in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen	Zuwachs in Teilstrichen
41,7	1,2	4,2	54,0	— 0,8	0,9
47,5	2,8	5,8	40,2	0,9	0,1
42,3	1,0	4,5	44,7	0,8	— 0,8
51,1	0,9	4,0	44,0	0,2	— 0,9
53,9	— 0,2	4,0	61,2	0,1	— 0,5
236,5	5,7	22,5	244,1	1,2	— 1,2

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der 2. Ablesung: **3,45**
" " " " " " 3. " **10,65**
Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge " " 2. " **1,42**
" " " " % " " " " 3. " **4,37**

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{4,37}{1,42}\right)$ = **3,08.**

Versuch 2.

Zwischen 1. und 2. Ablesung normale Horizontallage bezw. schwache Neigung. Nach der 2. Ablesung wird das Blatt in die obere Vertikallage gebracht; am Tage darauf ist es in die normale Horizontallage eingerückt.

Temperatur schwankte zwischen 16,9 und 17,1°.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 8. 9. 5^{20} Nm.	2. Ablesung 9. 9. 4^{40} Nm.	3. Ablesung 10. 9. 3^{00} Nm.	1. Ablesung 8. 9. 5^{10} Nm.	2. Ablesung 9. 9. 4^{30} Nm.	3. Ablesung 10. 9. 3^{10} Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
45,2	0,4	3,2	66,5	0,4	1,3
65,8	0,8	3,9	58,0	0,1	0,4
54,9	1,9	2,4	60,2	0,1	0,5
65,2	1,3	3,0	54,7	— 0,1	0,1
234,1	4,4	12,5	239,4	0,5	2,3

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der **2.** Ablesung: **2,45** Tlstr.
" " " " " " **3.** " **7,90** Tlstr.
Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge " " **2.** " **1,03**
" " " " % " " " " **3.** " **3,30**

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{3,30}{1,03}\right)$ = **3,20.**

Versuch 3.

Zwischen 1. und 2. Ablesung normale Horizontallage. Nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage gebracht. Bis zur 3. Ablesung ist eine Konvexkrümmung bis zur Stellung + 30° eingetreten.

Temperatur schwankte zwischen 16,3° und 17,3°, erreichte einmal (13,9) auf kurze Zeit 17,6°.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 13. 9. 6^{25} Nm.	2. Ablesung 14. 9. 3^{40} Nm.	3. Ablesung 15. 9. 4^{00} Nm.	1. Ablesung 13. 9. 6^{15} Nm.	2. Ablesung 14. 9. 3^{30} Nm.	3. Ablesung 15. 9. 4^{20} Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
73,2	1,7	3,3	81,0	2,1	0,8
69,6	1,1	2,1	52,9	1,3	0,3
62,1	1,1	3,1	57,8	1,2	— 1,0
49,2	0,9	2,4	64,3	0,9	— 0,9
51,2	0,3	3,2	55,9	0,1	— 1.2
64,4	0,7	3,0	63,3	0,4	0,0
53,0	0,8	4,1	55,8	0,1	0,1
422,7	6,6	21,2	431,0	6,1	— 1,9

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der 2. Ablesung: **6,35** Tlstr.
" " " " " " 3. " **9,65** Tlstr.
Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge " " 2. " **1,49**
" " " " % " " " " 3. " **2,23**

$$\text{Relative Wachstumsbeschleunigung } \left(\frac{2{,}23}{1{,}49}\right) = 1{,}50.$$

Versuch 4.

Zwischen 1. und 2. Ablesung normale Horizontallage. Nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage gebracht. Bis zur 3. Ablesung ist eine Konvexkrümmung bis zur Stellung $+ 30^0$ eingetreten.

Temperatur schwankte zwischen $17{,}2^0$ und $18{,}0^0$, erreichte nur einmal vorübergehend $18{,}5^0$.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 11. 9. 4^{40} Nm.	2. Ablesung 12. 9. 3^{15} Nm.	3. Ablesung 13. 9. 4^{40} Nm.	1. Ablesung 11. 9. 4^{55} Nm.	2. Ablesung 12. 9. 3^{00} Nm.	3. Ablesung 13. 9. 5^{00} Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
61,5	1,3	3,0	53,8	0,0	— 0,5
50,2	0,8	3,2	61,0	0,0	— 0,8
65,8	0,0	4,0	64,2	0,3	— 0,6
47,9	0,1	2,3	60,3	0,4	— 0,3
61,4	0,0	4,3	45,8	0,5	— 0,4
45,8	— 0,1	2,6	44,8	0,0	— 0,7
48,5	0,1	2,5	55,8	0,4	0,4
381,1	2,2	21,9	385,7	1,6	— 2,9

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der 2. Ablesung: **1,9**
" " " " " " 3. " **9,5**
Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge " " 2. " **0,45**
" " " " % " " " " 3. " **2,42**

$$\text{Relative Wachstumsbeschleunigung } \left(\frac{2{,}42}{0{,}45}\right) = 5{,}38.$$

Versuch 5.

Vor der 1. Messung in die normale Horizontallage eingestellt. Zwischen 1. und 2. Messung schwache Senkung. Nach der 2. Ablesung in die obere Vertikallage eingestellt. Bis zur 3. Ablesung ist die Konvexkrümmung bis zur Stellung $+ 10^0$ vorgeschritten.

Temperatur schwankte zwischen $16{,}8^0$ und $18{,}0^0$.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 12. 9. 4^{25} Nm.	2. Ablesung 13. 9. 6^{10} Nm.	3. Ablesung 14. 9. 4^{00} Nm.	1. Ablesung 12. 9. 4^{35} Vm.	2. Ablesung 13. 9. 6^{00} Nm.	3. Ablesung 14. 9. 4^{10} Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
57,0	2,2	5,1	57,8	1,7	1,6
55,4	2,6	6,3	61,1	2,9	— 0,5
56,6	3,6	4,0	54,9	2,7	0,2
51,0	2,0	3,4	58,8	2,5	— 0,3
58,9	3,1	3,0	58,7	1,5	0,6
58,8	2,4	0,8	53,2	0,4	0,6
337,7	15,9	22,6	344,5	11,7	2,2

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der **2.** Ablesung: **13,8**

" " " " " " **3.** " **12,4**

Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge " " **2.** " **4,05**

" " " " % " " " " **3.** " **3,51**

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{3,51}{4,05}\right)$ = **0,865.**

Versuch 6.

Vor der 1. Messung in der normalen Horizontallage. Nach der 2. Messung Blatt in die Lage + 135° gebracht. Bis zur 3. Messung ist die normale Horizontallage wieder erreicht.

Temperatur: 15,0°—17,0°, am 16. 11. Nm. etwa eine Stunde lang auf 13,0° gesunken.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 15. 11. 5^{45} Nm.	2. Ablesung 16. 11. 6^{50} Nm.	3. Ablesung 17. 11. 5^{30} Nm.	1. Ablesung 15. 11. 5^{30} Nm.	2. Ablesung 16. 11. 6^{30} Nm.	3. Ablesung 17. 11. 5^{40} Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
58,0	0,9	7,3	41,0	1,1	1,3
34,0	0,2	3,3	53,4	0,3	0,5
71,8	0,3	3,0	52,8	0,6	0,0
58,0	1,0	3,2	55,7	0,2	— 0,5
54,2	1,3	4,0	55.0	— 0,5	1,1
55,8	0,3	3,5	55,6	— 0,4	0,9
331,8	4,0	24,3	313,5	1,1	3,3

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der **2.** Ablesung: **2,55**

" " " " " " **3.** " **13,8**

Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge " " **2.** " **0,77**

" " " " " " " " " **3.** " **4,24**

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{4,24}{0,77}\right)$ = **5,51.**

Versuch 7.

Vor der 1. Messung in der normalen Horizontallage. Zwischen 1. und 2. Messung hat sich das Blatt ein wenig gehoben. Nach der 2. Messung wird es in die Lage — 80 ° eingestellt. Nach einigen Stunden hat die Konkavkrümmung eingesetzt. Das Blatt wird darauf wieder um ca. 30 ° gesenkt. Bis zur 3. Ablesung hat es sich um 90 ° gehoben.

Temperatur: 15,2 °—17,0 °.

Oberseite			Unterseite		
1. Ablesung 20. 11. 7^{10} Nm.	2. Ablesung 21. 11. 6^{00} Nm.	3. Ablesung 22. 11. 5^{30} Nm.	1. Ablesung 20. 11. 7^{00} Nm.	2. Ablesung 21. 11. 5^{50} Nm.	3. Ablesung 22. 11. 6^{40} Nm.
Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs	Entfernung der Tuschemarken	Zuwachs	Zuwachs
77,0	0,0	1,4	87,0	0,9	1,9
76,8	0,2	1,9	70,0	0,8	2,0
70,0	0,5	0,5	72,1	1,0	2,3
78,7	0,8	— 0,1	67,8	1,0	1,4
67,0	— 1,0	0,3	72,5	1,8	1,7
76,0	0,0	0,1	76,5	2,0	2,5
445,5	0,5	4,1	445,9	7,5	11,8

Absoluter Zuwachs der Mittellinie nach der **2.** Ablesung: **4,0**

„ „ „ „ „ „ **3.** „ **7,95**

Zuwachs der Mittellinie in % der Stiellänge „ „ **2.** „ **0,90**

„ „ „ „ „ „ „ „ „ **3.** „ **2,23**

Relative Wachstumsbeschleunigung $\left(\frac{2,23}{0,90}\right)$ = **2,48.**

V. Die Bewegungen der Blätter nach Einstellung in verschiedene Reizlagen.

Ehe näher auf die Klinostatenversuche und den Ausschluß der Epinastie eingegangen werden kann, muß kurz mitgeteilt werden, in welcher Weise Blätter, die von der normalen Horizontallage abgelenkt werden, in die Ruhelage zurückgelangen. Da ich mir, wie oben schon bemerkt wurde, die Untersuchung der Torsionen zunächst nicht zur Aufgabe gemacht hatte, sollen hier nur solche einfache Krümmungsbewegungen, die durch Wachstumsverlängerung der Dorsal- oder Ventralseite des Blattstiels zustande kommen, beschrieben werden. Die Versuche beziehen sich auch hier fast ausschließlich auf *Lophospermum scandens*. Die Blattstiele dieser

Pflanze krümmen sich konvex, wenn der Mittelnerv der Spreite mit der Horizontalen einen Winkel mit positivem Vorzeichen bildet (über die Bezeichnungen vergl. Abschnitt III). Auch aus der inversen Horizontallage bewegt sich die Spreite durch Konvexkrümmung des Stiels in die normale. Voraussetzung dabei ist, daß bei der Einstellung in die Reizlage darauf geachtet wird, daß die Querachse der Spreite genau horizontal steht, da sonst sehr leicht Torsionen eintreten. In denjenigen Neigungslagen, die mit negativem Vorzeichen versehen sind, kann je nach der Größe des Ablenkungswinkels konkave oder konvexe Krümmung eintreten. Erstere beobachtet man stets nach Einstellung des Blattes in die Lage —30°, —45° oder —90°. In letzterem Falle erfolgt sie meist etwas später und schreitet ziemlich langsam vor, so daß das Blatt sehr häufig infolge eintretender Dunkelstarre nicht bis zur normalen Horizontallage gelangt. Ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn man den Winkel noch mehr vergrößert und das Blatt in —100, —110, und —112° einstellt. Wenn das Material entsprechend vorbehandelt ist, die Blätter also bei Verdunkelung in der normalen Horizontallage bleiben und sich nicht senken, so erfolgt auch aus der Stellung —112° immer Konkavkrümmung. Dagegen trat in meinen Versuchen nach Einstellung in —120°, —135° usw. stets Konvexkrümmung auf. Es muß also zwischen —112° und —120° eine Lage geben, in welcher das Blatt verharrt (labile Ruhelage). Daß es aus verschiedenen Gründen nicht leicht ist, diese Stellung genau festzustellen, das wissen wir von anderen geotropischen Versuchen her. Eine invers gestellte Wurzel wird in den allerseltensten Fällen in der Inversstellung bleiben, denn die geringste Nutation bringt sie in eine Lage, in welcher eine von der labilen Ruhelage wegstrebende Krümmung induziert wird. Nun haben die *Lophospermum*-Blätter allerdings vor den meisten parallelotropen Organen den großen Vorzug, daß ihre Neigung zu autonomen Nutationen, wenn überhaupt vorhanden, dann meist äußerst gering ist. Demgegenüber bringt aber der Umstand, daß der Mittelnerv des Blattes in den seltensten Fällen ganz gerade ist, die Schwierigkeit mit sich, daß eine genaue Einstellung des Blattes in einen bestimmten Winkel nicht immer möglich ist. Nach meinen Versuchen dürfte die Lage —115° der labilen Ruhelage entsprechen. Aus dieser Lage treten teils konvexe, teils konkave Krümmungen auf. In einem Falle blieb das Blatt in der Lage —115°. Um zu beweisen, daß hier nicht Dunkelstarre oder

eine durch irgendwelche anderen Mittel hervorgerufene Reaktionsunfähigkeit vorlag, brachte ich das Blatt, nachdem es 24 Stunden in der labilen Gleichgewichtslage verweilt hatte, in die Stellung -45^0 und beobachtete nach kurzer Zeit eine deutliche konkave Krümmung.

Wir ersehen aus diesen Versuchen, daß der Winkelbereich, aus welchem Konvexkrümmungen erfolgen, viel größer ist als der, aus dem Konkavkrümmungen eintreten. Das Verhältnis ist 245:115. Daraus läßt sich indessen aus begreiflichen Gründen auf die Größe von geotropischen Erregungen und Reaktionen, die sich in Konkav- und Konvexkrümmungen äußern könnten, nichts schließen, denn es ist ja die Existenz von beiden noch nicht einmal erwiesen, Sicher ist bis jetzt nur, daß bei einer von beiden Krümmungen Geotropismus beteiligt sein muß. Selbst wenn wir aber das Vorhandensein beider voraussetzen, wäre es voreilig weitere Schlüsse zu ziehen, da wir noch nicht wissen, welche anderen Faktoren bei der Krümmung mitwirken. Es leuchtet ferner ein, daß es dann ebenso unberechtigt wäre, etwa anzunehmen, die Reizvorgänge, die die Konkavkrümmung einleiten, würden ausschließlich in den Neigungslagen 0 bezw. -1^0 bis -115^0, die der Konvexkrümmung vorausgehenden nur in 0^0 bezw. $+1^0$ bis $\pm 180^0$ und -115^0 bis $\pm 180^0$ induziert. Um diese Fragen wirklich zu entscheiden, werden erst ausgedehnte Untersuchungen nötig sein.

Im Hinblick auf die in der Einleitung diskutierten Versuche Nolls sei hier eines noch kurz hervorgehoben, obwohl ich am Schlusse der Arbeit darauf nochmals zurckkommen muß. Es zeigte sich in meinen Versuchen niemals, weder in der labilen Ruhelage noch dann, wenn die Blattstellung ein wenig davon abwich, daß das Blatt zuerst eine schwache Konvexkrümmung ausführte, die dann in eine entgegengesetzte umschlug. Noll würde hieraus auf das Nichtvorhandensein von Epinastie geschlossen haben, mit welchem Rechte, das werden wir unten sehen.

Schließlich muß ich noch erwähnen, daß der Winkel, den der Blattstiel mit der Lamina bildet, bei den verschiedenen Blättern durchaus nicht immer gleich groß ist. Trotzdem stellen sie sich in die normale Horizontallage ein, ein Beweis dafür, daß diese Orientierung durch die Lamina bestimmt wird, welche den Stiel dirigiert, und daß etwa vorhandener Geotropismus des Stiels (der sich nach Abtrennung der Lamina zeigen könnte) bei der Einstellung in die Gleichgewichtslage belanglos ist.

VI. Die Reaktion der Blätter am gleichmäßig rotierenden Klinostaten.

Es ist seit längerer Zeit bekannt, daß viele Blätter sich am Klinostaten „zurückschlagen", d. h. stark konvex krümmen. Wir können diese Erscheinung leicht beobachten, wenn wir eine *Coleus*-Pflanze in den Topfhalter des Klinostaten so einspannen, daß die Sproßachse die Verlängerung der gleichmäßig rotierenden horizontalen Klinostatenachse ist[1]). Eine nähere Analyse dieses Phänomens ist bisher nicht gegeben worden. Man hat es vielfach so gedeutet, daß nach Ausschluß des einseitigen Schwerkraftreizes die autogene Epinastie zum Ausdruck komme, und die Blätter ihre „Eigenrichtung" einnehmen. Auf diesem Standpunkt steht z. B. in seinen älteren Arbeiten Czapek, auch Pfeffers Bemerkungen (1904 S. 688) lassen auf diese Deutung schließen, wenngleich dieser an einer anderen Stelle seines Handbuchs (S. 568) klar ausspricht, daß bei diffus gereizten dorsiventralen Organen das Ausbleiben tropistischer Krümmungen nicht zu erwarten ist.

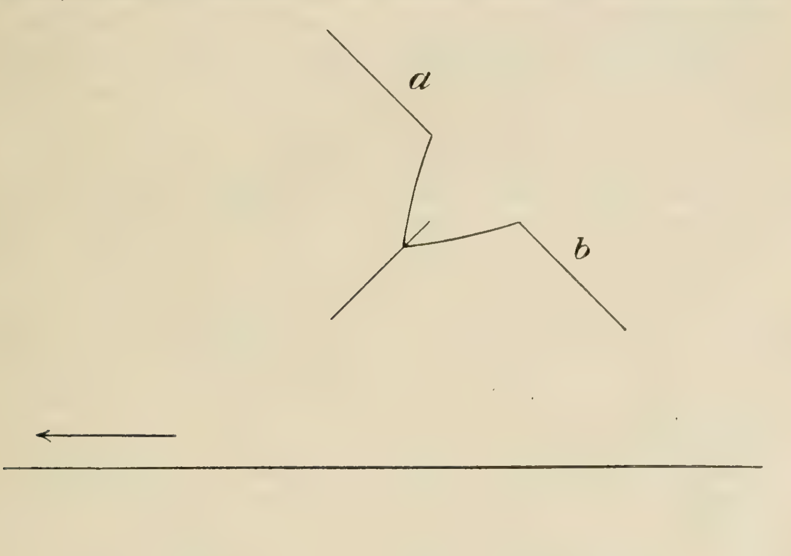
Wir wollen in diesem und den folgenden Kapiteln untersuchen, um was für Vorgänge es sich bei dem „Zurückschlagen" der Blätter handelt. Hier soll zuerst der Nachweis geführt werden, daß Blätter am Klinostaten tatsächlich geotropisch reagieren können.

Die *Lophospermum*-Blätter zeigen, wie ich mich durch zahlreiche Versuche überzeugte, am Klinostaten die Konvexkrümmung sehr gut. Natürlich wurden diese Versuche alle, um photische Reaktionen auszuschalten, im Dunkeln angestellt. Ich habe zunächst geprüft, ob die Krümmung bei Rotation des Blattes um die horizontale Achse stets eintritt, gleichgültig, welchen Winkel das Blatt anfänglich mit der Klinostatenachse bildet. Dies glaube ich auf Grund der mir vorliegenden Versuche entschieden bejahen zu können, obwohl aus begreiflichen Gründen nicht sämtliche Winkelstellungen untersucht werden konnten.

Orientiert man die Pflanze so, daß der Mittelnerv der Klinostatenachse parallel gerichtet ist, so werden bei der Drehung außer den beiden Flankenstellungen die normale und inverse Horizontallage durchlaufen. Die Krümmung, die auftritt, ist sehr stark; in einem Falle überschritten die Blätter sogar die Parallelstellung mit dem Muttersproß um mehr als 45°, hatten sich also um mehr als 135° gekrümmt. Das war allerdings ein Ausnahmefall, bei dem

[1]) Vgl. die Abbildung des Versuches bei Pfeffer (1904, S. 688).

es sich um junge, ganz besonders reaktionsfähige Blätter handelte. Ältere Blätter erreichen meist die Parallelstellung nicht, eine deutliche Konvexkrümmung ist jedoch immer nachweisbar, sofern das Blatt noch wachstumsfähig ist. Im wesentlichen derselbe Erfolg tritt ein, wenn die Blätter einen Winkel von 45° mit der horizon-



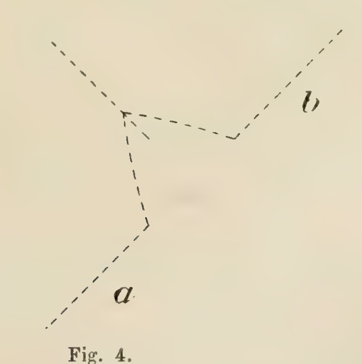


Fig. 4.
Blatt *a* durchläuft die Lagen + 45° und — 135°, Blatt *b* — 45° und + 135°. Der Pfeil deutet auf das Uhrwerk des Klinostaten.

talen Achse bilden. Je nachdem hier die Blattspitze oder die Basis dem Klinostaten zugekehrt ist, (bei abgewandter Sproßspitze) werden die Winkel + 45° und — 135° oder — 45° und + 135° miteinander kombiniert. Die Skizze Fig. 4 veranschaulicht dies. Beide Blätter reagieren hier wie aus beliebigen anderen Anfangs-

stellungen durch Konvexkrümmungen. Natürlich sind die Krümmungen nicht immer quantitativ gleich. Die individuellen Schwankungen können auch dann ziemlich groß sein, wenn man von möglichst gleichem Material ausgeht, z. B. zu einem Versuch zwei Blätter desselben Wirtels verwendet. Jedenfalls gestatteten diese Verschiedenheiten nicht, irgendwelche Rückschlüsse auf die Komponenten, die bei der Krümmung beteiligt sein könnten, zu ziehen. Aus diesem Grunde kann ich wohl darauf verzichten, meine Versuchsprotokolle im einzelnen wiederzugeben.

Wir sehen somit, daß die Versuche mit der horizontalen Klinostatenachse uns noch keinen Anhaltspunkt darüber ergeben, ob bei der Konvexkrümmung Geotropismus oder Epinastie oder beides im Spiele ist.

Die Vorbedingungen dafür, daß geotropische Reaktionen auftreten können, sind dann gegeben, wenn Reizlagen durchlaufen werden, wenn in diesen Perzeption des Schwerereizes stattfindet und wenn sich die einzelnen Reizungen summieren, d. h. nicht zu schnell abklingen.

Nehmen wir einmal an, die Konvexkrümmung der Blätter sei eine geotropische Reaktion, so können wir für gewisse Kombinationen an der horizontalen Klinostatenachse nach dem, was wir im vorigen Kapitel über die Bewegung der Blätter nach Einstellung in verschiedene Neigungslagen kennen gelernt haben, den Erfolg mit größter Wahrscheinlichkeit voraussagen. So, wenn wie im obigen Beispiel die Lagen $+45^0$ und -135^0 miteinander kombiniert werden, denn aus beiden Stellungen reagieren ja die Blätter mit konvexen Krümmungen, folglich muß auch die Resultierende eine Konvexkrümmung sein. Von den beiden Flankenstellungen, die bei der Rotation durchlaufen werden, sehe ich hier ab. Etwaige in der Medianebene des Blattes verlaufende Krümmungen, die hier auftreten, können nicht geotropischer Natur sein. Ich komme auf diesen Punkt unten zurück (Abschnitt VII).

Zu dem gleichen Ergebnis führt uns die Beurteilung des Versuchs, bei welchem der Mittelnerv der Blätter parallel zur horizontalen Klinostatenachse orientiert ist. Hier wird die stabile Ruhelage mit der Lage ± 180 kombiniert; aus letzterer erfolgt eine starke konvexe Krümmung.

Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn eine Neigungslage, aus welcher die Blätter durch Konkav-Krümmung in die Gleichgewichtslage gelangen, mit einer solchen kombiniert wird, aus der

Konvexkrümmung erfolgt. Das ist z. B. bei der oben erwähnten Stellung der Fall, wo das Blatt die Lagen $+135^0$ und -45^0 durchläuft. Wenn auch hier als resultierende Bewegung Konvexkrümmung auftritt, so führt das zu dem Schluß, daß im Blatte die zur Konvexkrümmung führenden Tendenzen die entgegengesetzten überwiegen.

Wie läßt sich nun zeigen, daß tatsächlich eine Summation geotropischer Impulse und geotropische Reaktion am Klinostaten stattfinden kann? Die Lösung dieser Aufgabe hängt mit der Beantwortung der Frage zusammen: ist es möglich, an der gleichmäßig rotierenden Klinostatenachse ein Blatt so anzubringen, daß es durch Konkavkrümmung reagiert? Das ist nun in der Tat möglich. Wir können es z. B. erreichen, wenn wir das Blatt an der um 45^0 aufgerichteten Achse so orientieren, daß der Mittelnerv der Achse parallel läuft und die Blattspitze schräg nach unten, also zum Uhrwerk gekehrt ist.

Alsdann beobachten wir nach einiger Zeit der Rotation eine schwache Konkavkrümmung, während das korrespondierende, im gleichenKnoten entspringende Blatt, welches zwar auch der Achse parallel gerichtet ist, seine Spitze aber schräg nach oben wendet, sich sehr stark konvex krümmt. Die Skizze Fig. 5 veranschaulicht den Ausfall eines solchen Versuchs. Natürlich wurde derselbe oft wiederholt. Vergegenwärtigen wir uns die Neigungslagen, die hier kombiniert werden: bei dem sich konkav krümmenden Blatt (*a*) sind es die Winkel -45^0 und -135^0, bei dem anderen (*b*) $+45^0$ und $+135^0$. Daß *b* sich konvex krümmt, ist nicht wunderbar, gibt uns aber auch keine Anhaltspunkte dafür, ob die Reaktion tropistisch oder nastisch ist. Die Konkavkrümmung von *a* beweist jedoch, daß es am Klinostaten eine Kombination von Reizlagen gibt, bei der keine Epinastie zum Ausdruck kommt. Falls das Blatt an sich also die Fähigkeit hat, sich epinastisch zu krümmen, so ist diese Krümmung in dem Falle überwunden worden. Das kann nun nur daher rühren, daß eine Konkavkrümmung induziert wird, welche die in -135^0 induzierte Konvexkrümmung und eine eventuell vorhandene epinastische Tendenz überwiegt. Die in der Stellung -45^0 perzipierten Reize summieren sich also. Sie rühren von der Schwerkraft her und sind tropistischer Natur. Damit ist also gezeigt, daß die Drehung am Klinostaten die Reizsummation nicht ausschließt und somit geotropische Reaktion möglich ist.

An einen Einwand könnte man vielleicht hier denken. Steht es denn absolut fest, daß die Konkavkrümmung eine tropistische ist, könnte es nicht Hyponastie sein? In der Tat werden wir sehen, daß das nicht der Fall ist. Wäre dem auch so, dann würde doch an der Richtigkeit des obigen Satzes nichts geändert. Dann müßten eben die Konvexkrümmungen tropistisch sein, denn das Einrücken der Blätter in die normale Horizontallage aus den verschiedensten

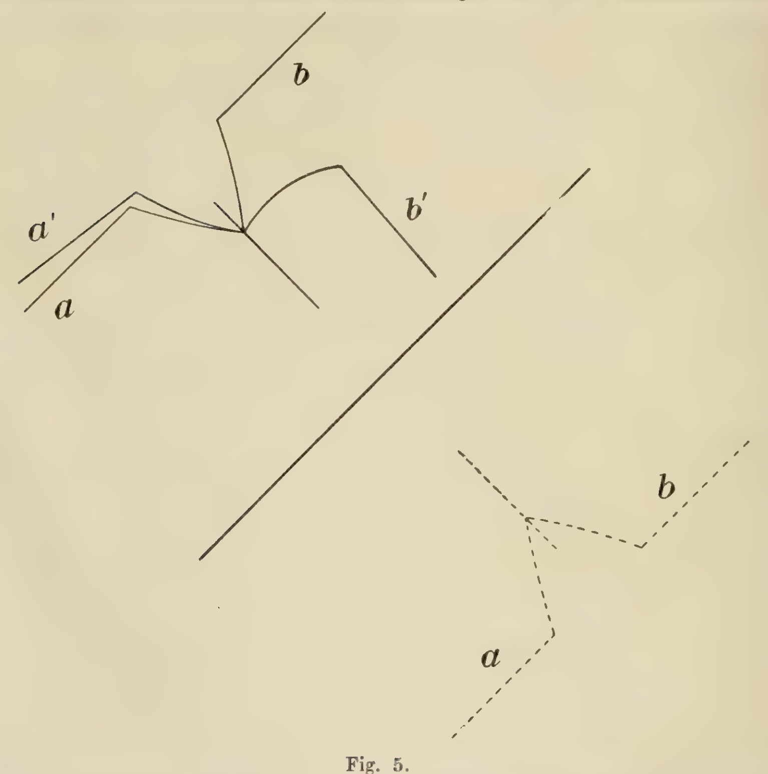


Fig. 5.

a und *b* bezeichnet die Stellung der Blätter vor Beginn des Versuchs. *a* durchläuft die Lagen — 45° und — 135°, b + 45° und + 135°. *a'* und *b'* bezeichnet die Stellungen, die die Blätter nach eingetretener Krümmung einnehmen.

Stellungen kann nur dadurch zustande kommen, daß sich entweder mit einer nastischen Bewegung mindestens eine tropistische Komponente kombiniert oder daß ausschließlich tropistische Krümmungen vorliegen.

Insofern kann allerdings der obige Satz noch nicht verallgemeinert werden, als wir nicht wissen, ob am Klinostaten die Möglichkeit des Eintritts einer jeden tropistischen Reaktion gegeben ist. Die Konvexkrümmung der an der horizontalen Achse ange-

brachten Blätter könnte ja (wenigstens in den Fällen, wo bei der Drehung keine zwischen 0^0 und -115^0 gelegene Neigungslage durchlaufen wird) trotzdem rein epinastischer Natur sein. Es wäre nämlich möglich, daß die Reize, die zu konvexen tropistischen Krümmungen führen, sich in ganz anderer Weise summieren als die, welche Konkavkrümmungen bedingen, und somit könnten die konvexen tropistischen Krümmungen am Klinostaten tatsächlich ausgeschlossen sein. Diese Frage ist experimentell lösbar, doch stehen uns nach den bisher gewonnenen Erfahrungen die Mittel dazu noch nicht zur Verfügung. Ich werde darauf am Ende dieser Abhandlung zurückkommen, wenn ich gezeigt haben werde, wie es möglich ist, die Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen und nachzuweisen, daß bei den Blattbewegungen außer der epinastischen noch eine tropistische Konvexkrümmung anzunehmen ist (s. Abschn. VIII).

Ich habe noch eine große Reihe anderer Klinostatenversuche angestellt; auf einige davon kann ich erst später eingehen, auf die Besprechung der anderen verzichte ich, da sie nur eine Bestätigung der vorgetragenen Anschauung, nichts Neues lieferten. Man kann natürlich das Auftreten von Konkavkrümmungen noch auf verschiedene andere Weise als oben angegeben erreichen. Auch muß es eine (oder mehrere) Kombinationen geben, bei der überhaupt keine Krümmung eintritt. Hierüber gestatten die mir vorliegenden Versuche kein abschließendes Urteil. Sehr schwach, und zwar konkav war die Krümmung bei Blättern, welche so angebracht waren, daß sie bei der Drehung die Winkel $+30^0$ und -30^0 passierten (Mittelnerv senkrecht zu der um 60^0 aufgerichteten Achse). Es dürfte also die Krümmung ausbleiben bei Kombination von -30^0 mit einem Winkel, der etwas größer als $+30^0$ ist, oder bei $+30^0$ mit einem solchen, der etwas kleiner als -30^0 ist. In diesem Falle wäre demnach die geotropische Reaktion ausgeschlossen. Nichts wäre jedoch verkehrter, als daraus den Schluß zu ziehen, daß dann gleichstarke tropistische Krümmungstendenzen in Ober- und Unterseite des Blattstiels vorhanden sind, die sich aufheben. Selbstverständlich muß hierbei die Epinastie als Komponente berücksichtigt werden. — Übrigens ist die praktische Bedeutung dieses Ergebnisses sehr gering, denn es ermöglicht nicht, die Wirkung anderer Reize auf die Blattbewegungen unbehelligt durch geotropische Erscheinungen zu studieren, da letztere ja sofort auftreten werden, sobald sich der Winkel, den das Blatt mit der Achse des Klinostaten bildet, verändert.

VII. Der Ausschluß geotropischer Krümmungen und der Nachweis der Epinastie.

Es fragt sich nun, wie es möglich ist, den Geotropismus so auszuschließen, daß trotzdem Krümmungen der Blätter möglich sind, und die Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen. Die im vorigen Kapitel mitgeteilten und eine große Reihe anderer Klinostatenversuche haben mich überzeugt, daß das mit Hilfe des gleichmäßig rotierenden Klinostaten nicht erreicht werden kann. Wir müssen zur intermittierenden Reizung unsere Zuflucht nehmen. Ich erwähnte schon oben, daß etwaige Konvex- oder Konkavkrümmungen, die in den Flankenstellungen auftreten, nicht geotropischer Natur sein können, denn jede geotropische Bewegung muß darin bestehen, daß das Organ seine Richtung zum Erdradius irgendwie verändert. In diesem Falle würde ja aber die Bewegung in der Horizontalebene erfolgen. Bringt man nun ein Blatt in die Flankenstellung, so tritt Konvexkrümmung, außerdem aber Torsion ein, welche dazu führt, daß die Oberfläche wieder dem Zenith zugewandt wird. Diese Torsion, die unter dem Einfluß der Schwerkraft steht (Geostrophismus), gilt es auszuschalten. Das ist auf folgende Weise leicht erreichbar: man bringt das Blatt kurze Zeit in eine Flankenstellung und dreht es dann schnell um 180° so, daß jetzt diejenige Blatthälfte, die vorher nach unten gerichtet war, nach oben gerichtet ist. Die Drehung muß also in vertikaler Ebene erfolgen und es ist dabei gleichgültig, ob das Blatt um den Mittelnerven als Achse gedreht wird oder ob dieser selbst einen halben Kreisbogen beschreibt. In der zweiten Flankenstellung bleibt dann das Blatt ebensolange wie in der ersten, darauf wird es wieder in diese zurückgebracht und so fort. In beiden Flankenstellungen[1]) wird die Schwerkraft natürlich bestrebt sein, Torsionen zu induzieren. Es ist aber leicht einzusehen, daß diese Torsionen sich entgegenwirken, denn das Blatt wird sich in der einen Flankenstellung gerade in der entgegengesetzten Richtung zu drehen streben als in der anderen. Damit nun Torsionen ausbleiben, ist natürlich darauf zu achten, daß die Blätter in den Flankenstellungen nicht

---

1) Es ist namentlich bei langgestielten Blättern mit großer Lamina meist nötig, den Stiel in den Flankenlagen etwas zu stützen, damit er sich infolge der Belastung nicht krümmt. Man kann das leicht durch zwei parallel verlaufende Drahtschienen erreichen, die den Seiten leicht anliegen und die Krümmungsbewegung in keiner Weise hindern.

zu lange Zeit verbleiben. Es könnte sonst in einer Flankenlage die Torsion so weit induziert werden, daß sie in der zweiten trotz der entgegenwirkenden Induktion als Nachwirkung auftritt. Die Expositionszeiten in den Flankenlagen müssen also jedenfalls wesentlich geringer sein als die Reaktionszeit für den Geostrophismus. Wie groß die Präsentationszeit für letzteren ist, habe ich nicht bestimmt, da für mich die quantitative Untersuchung der verschiedenen sich hier anschließenden Fragen erst in zweiter Linie in Betracht kam. Damit der Versuch wirklich eindeutig ist, muß noch ein zweiter Punkt berücksichtigt werden. Es ist klar, daß das Verhältnis zwischen Expositionszeit in der Flankenstellung und der Zeit, während der sich das Blatt von einer Flankenlage in die andere bewegt, nicht unter einen gewissen Minimalwert sinken darf, wenn die Epinastie rein zum Ausdruck kommen soll. Nehmen wir an, das Blatt passiere die obere Vertikallage, so könnte eine hier eintretende geotropische Erregung Konvexkrümmungen induzieren und wir wüßten dann nicht, ob die im Versuch auftretende Konvexkrümmung vielleicht nur in dieser geotropischen Erregung ihren Grund hat oder epinastischer Natur ist.

Mit meinem im Abschnitt II beschriebenen intermittierenden Klinostaten ließ sich der Versuch leicht in den verschiedensten Varianten ausführen[1]). Die Pflanzen waren natürlich ebenso wie die zu den Klinostatenversuchen (Abschnitt VI) verwendeten sorgfältigst vorbereitet, und es wurden nur solche Blätter gewählt, die sich im Dunkeln nicht aus der Horizontallage bewegt hatten. Übereinstimmend ergab sich in allen Versuchen starke Konvexkrümmung. Meistens ist die Reaktion, wenn die Temperatur des Versuchsraumes sich um 20° hält, schon nach 1—2 Stunden sichtbar und schreitet dann langsam fort, bis sie nach etwa einem Tage, oft auch erst nach etwas längerer Zeit ihr Maximum erreicht. Die Arbeitsachse des Klinostaten legte die halbe Umdrehung in ½ Minute zurück. In den Flankenstellungen hielten sich die Blätter in den einzelnen Versuchen 5, 10, 12 oder 20 Minuten auf; der Erfolg war stets starke Krümmung ohne Torsion und es war dabei gleichgültig, welche Lage das Blatt beim Übergehen von einer in die andere Flankenstellung passierte. Als Durchgangslagen wählte ich die normale Horizontalstellung, die obere Vertikallage, meistens

[1]) Nachdem ich bereits eine Reihe derartiger Versuche angestellt hatte, erfuhr ich von Prof. Fitting, daß er schon früher in prinzipiell der gleichen Weise mit dorsiventralen Organen experimentiert hatte.

die Lage – 45 °. Wäre in der letzteren eine starke Schwerkraftwirkung aufgetreten, so hätte sich dieser Effekt in einer Verminderung der Konvexkrümmung bemerkbar machen müssen. Davon war aber im Vergleich zu den Versuchen, bei welchen andere Durchgangslagen durchlaufen werden, nie etwas zu merken. Natürlich traten auch bei diesen Versuchen individuelle Schwankungen auf; jüngere, stärker wachsende Blätter krümmen sich meist weiter, überschreiten oft die Parallelstellung mit dem Stengel, während ältere dieselbe vielfach nicht erreichen. Die Schwankungen waren aber nicht so, daß sich eine durchschnittliche Tendenz zu schwächerer Krümmung bei den Blättern gezeigt hätte, die die Durchgangsstellung — 45 ° passierten. Wir können also wohl annehmen, daß die Versuchsanordnung geotropische Krümmungen ausschloß. Damit wäre demnach der Nachweis geliefert, daß den Blättern Epinastie zukommt und daß sich diese rein, ungestört durch tropistische Krümmungen zum Ausdruck bringen läßt.

Eine größere Reihe von Versuchen wurde auch bei Tageslicht gemacht. Hier mußte die Anordnung natürlich so getroffen werden, daß phototropische Krümmungen ausgeschlossen waren. Es wurden die Pflanzen deshalb diffus von oben beleuchtet, so daß der tordierende Einfluß des Lichts mit dem der Schwerkraft gleichsinnig wirkte. Die *Lophospermum*-Blätter reagierten sehr stark epinastisch, im allgemeinen etwas stärker als in Dunkelheit. Worauf das beruht vermag ich zurzeit noch nicht anzugeben. Man könnte einerseits daran denken, daß der schwächere Erfolg im Dunkeln auf geminderte Bewegungsfähigkeit zurückzuführen ist [1]), oder daß im Licht starke photoepinastische Reize auftreten, deren Wirkung natürlich bei Ausschluß des Phototropismus besonders deutlich zum Vorschein kommen kann. Ich werde die Erscheinung der Photoepinastie später an anderer Stelle behandeln und bei dieser Gelegenheit auf obige Versuche zurückkommen. Außer mit *Lophospermum*-Blättern habe ich diese Lichtversuche noch mit Blättern von *Circaea lutetiana* angestellt, die die Erscheinung sehr ausgeprägt zeigten. Die Blätter krümmten sich, bis sie an die Sproßachse anschlugen und dadurch an weiterer Bewegung gehindert wurden. Dunkelversuche wurden mit diesem Objekt wegen dessen großer Empfindlichkeit gegen Verdunkelung und der starken Schlaf-

---

[1]) Nach längerem Verweilen im Dunkeln tritt Dunkelstarre ein.

bewegungen nicht ausgeführt. Auch *Plectranthus fruticosus* zeigt die Epinastie sehr gut.

Ehe ich zur Diskussion der hier mitgeteilten Tatsachen übergehe, möge eins kurz berührt werden. In jedem Versuch passierten die Blätter beim Übergang von einer in die andere Flankenstellung die gleichen Durchgangslagen; es war also durch entsprechendes Anbringen der Kontaktklemmen am großen Rad der Arbeitsachse dafür gesorgt, daß das Blatt eine Flankenstellung immer in der entgegengesetzten Richtung verließ, in der es angekommen war. Wenn es nun auch für Versuche mit so großen Zeitintervallen, wie ich sie angestellt habe, jedenfalls nicht von Bedeutung ist, ob die Bewegungsrichtung dieselbe bleibt oder immer umgekehrt wird, so kann das doch unter Umständen sehr wichtig werden. Dann nämlich, wenn es sich darum handelt festzustellen, bei welcher Zeitkombination die in den Durchgangslagen perzipierten Schwerkraftreize sich gerade so summieren, sodaß eine geotropische Reaktion (welche dann voraussichtlich in der resultierenden Krümmung zum Ausdruck kommt) erfolgt. Die Relaxationszeiten (vergl. Fitting 1905 S. 334) der Reizung in verschiedenen Neigungslagen brauchen selbstverständlich nicht gleich groß zu sein, sind es sogar mit aller Wahrscheinlichkeit nicht. So kann es bei gleichsinniger Drehung aus einer Flankenlage in die andere z. B. vorkommen, daß sich geotropische Reize, die die Konvexkrümmung induzieren, summieren, während für die Reizung, die die Konkavkrümmung einleitet[1]), die Relaxationszeit noch lange nicht erreicht ist. Um bei sonst gleichen Zeitintervallen die geotropische Reaktion auszuschalten, wird es in diesem Falle somit nötig sein, das Blatt auf dem Hin- und Rückweg durch die Neigungslage — 45 ^{0} laufen zu lassen.

Viel schwieriger, als der Nachweis der Epinastie ist die Lösung der Frage, welcher Natur diese Epinastie ist. Sie schlechthin als Autoepinastie zu bezeichnen geht nicht an, weil der Beweis fehlt, daß jeder aitiogene Ursprung ausgeschlossen ist. Dieser könnte nämlich von zweierlei Art sein; es könnte Geoepinastie oder Photoepinastie vorliegen. Letztere würde im Dunkeln als Nachwirkung auftreten oder als direkte oder indirekte Folge des Lichtentzuges eintreten können, die sich nur oder jedenfalls viel stärker nach Ausschluß geotropischer Krümmungen geltend macht, andernfalls vom Geotropismus ganz

[1]) Wenn z. B. die Neigungslage — 45 ^{0} durchlaufen wird.

oder großenteils überwunden werden könnte. Auf die Erscheinung der Photoepinastie bei Blättern hat Detmer (1882) hingewiesen. Er fand, daß sich die Keimblätter von *Cucurbita*-Keimlingen und die Primärblätter junger *Phaseolus*-Pflanzen nicht ausbreiten, wenn die Pflanzen im Dunkeln gehalten werden; drei- bis fünfstündige Beleuchtung im diffusen Licht genügt jedoch, um Epinastie zu induzieren, die nach erneuter Verdunkelung eintritt. Die Angaben Detmers sind, was *Cucurbita* anlangt, von Vines (1889/90) insofern modifiziert worden, als dieser eine schwache Ausbreitung der Keimblätter schon im Dunkeln stattfinden sah, während das Licht dieselbe nur begünstigt und beschleunigt. Der Schluß, den Vines aus diesen und anderen Tatsachen zieht, daß die Epinastie der Blätter autogen sei, ist jedoch durchaus nicht gerechtfertigt. Auch seine übrigen Deutungen der verschiedenen Blattbewegungen können heute der Kritik nicht mehr standhalten, da sie von der falschen Voraussetzung ausgehen, am Klinostaten müsse bei dorsiventralen Organen der Geotropismus ausgeschlossen sein. Die Frage der Photoepinastie kann also nach den bisherigen Forschungen noch nicht als erledigt angesehen werden. Es gibt nun Mittel und Wege, durch das Experiment exakt zu entscheiden, ob Blätter überhaupt photonastisch reagieren und ob derartige Reaktionen als Nachwirkungen auftreten können. Da ich jedoch, wie oben bereits bemerkt, noch nicht über eine größere Zahl von Versuchen, die dies klarstellen könnten, verfüge, will ich die weitere Diskussion der Angelegenheit auf eine spätere Abhandlung verschieben.

Es bleibt nun noch zu erörtern, ob es Gründe gibt, die für Geoepinastie oder Autoepinastie sprechen. Letztere könnte wiederum von zweierlei Art sein. Es wäre möglich, daß irgendwelche Einflüsse von der Mutterachse, an der das Blatt sitzt, ausgehen und dahin wirken, daß die Oberseite des Blattstiels stärker wächst und dieser sich folglich bei Ausschluß tropistischer Reize krümmt, bis das Blatt in eine bestimmte Neigungslage (Eigenrichtung) eingerückt ist. Anderseits könnte dieses Krümmungsbestreben aber auch im Blatt selbst liegen.

Ich sehe zurzeit kein Mittel, wie man entscheiden könnte, ob Geo- oder Autoepinastie vorliegt. Die Schwerkraft läßt sich eben nicht wegschaffen, und es fragt sich nur, ob man vielleicht durch Intensitätsänderung des Gravitationsreizes mit Hilfe der Zentrifuge zu gewissen Anhaltspunkten kommen kann, ob Geoepinastie vor-

handen ist, denn es ist anzunehmen, daß die Größe einer geoepinastischen Krümmung zur Größe des wirksamen Reizes in irgendwelcher Abhängigkeitsbeziehung steht. Sollte sich das tatsächlich herausstellen, so würde damit natürlich nicht erwiesen sein, ob außerdem noch Autoepinastie existiert oder nicht. Überhaupt dürfte es kaum möglich sein, eine wirkliche Trennung beider herbeizuführen.

Ich habe noch eine große Reihe von Versuchen mit isolierten *Lophospermum*-Blättern (dieselben lassen sich im isolierten Zustand, in Wasser getaucht, sehr lange frisch erhalten) gemacht, die es mir wahrscheinlich erscheinen lassen, daß etwaige vom Stengel ausgehende Einflüsse keine große Rolle spielen. Die isolierten Blätter krümmen sich an der intermittierend bewegten Klinostatenachse (bei der oben beschriebenen Kombination der beiden Flankenstellungen) sehr stark. Die Verwundung hat auf die Reaktion so gut wie keinen Einfluß. Ein Blatt ließ sich z. B. 8 Tage lang im isolierten Zusand vollkommen frisch erhalten und reagierte dann noch am intermittierenden Klinostaten stark epinastisch. Wenn also ein Einfluß vom Stengel ausgeht, so muß dieser mindestens sehr nachhaltig sein. Nachgewiesen ist natürlich seine Nichtexistenz damit nicht.

VIII. Die Natur der dorsalkonvexen Krümmung.

Nachdem wir im vorigen Kapitel gesehen haben, daß die Blätter nastische Konvexkrümmungen zeigen, und da wir bereits von früher her (Abschn. V) wissen, daß bei Einstellung in bestimmte Neigungslagen Konkavkrümmungen induziert werden, müssen wir annehmen, daß diese letzteren tropistischer Natur sind und die Epinastie überwinden können. Es ist nun sehr wahrscheinlich, daß die Größe der Erregung, die die tropistischen Konkavkrümmungen bedingt, nicht in allen Reizlagen gleichgroß ist, und wir können uns vorstellen, daß es Reizlagen gibt, in welchen zwar tropistische Erregungsvorgänge und vielleicht auch weitere Glieder der Reizkette auftreten, die Reaktion jedoch nicht zur Geltung kommt, weil sie durch die Epinastie überwunden wird. Auf Grund dieser Vorstellung ist ein Grenzfall denkbar, in welchem gar keine Reaktion auftritt, und dieser Grenzfall könnte verwirklicht sein, wenn das Blatt die normale Horizontallage einnimmt. Somit ließe sich also die Einstellung in die Gleichgewichtslage aus dem Zusammenwirken zweier Faktoren, einer Nastie und eines Tropismus, erklären, und es fragt sich: ist das in der Tat so, oder wirkt

bei der Bewegung aus einer mit positivem Vorzeichen versehenen Neigungslage in die stabile Ruhelage außer der nastischen noch eine tropistische Komponente mit?

Um diese Frage zu entscheiden, bedarf es einer Voruntersuchung. Wir wollen zuerst versuchen, ein Urteil über das Zusammenwirken von Konkavkrümmung und Epinastie zu gewinnen. Ich habe zu diesem Zweck eine große Reihe von Klinostatenversuchen mit intermittierender Reizung angestellt, und zwar nach folgendem Prinzip: es werden drei Reizlagen miteinander kombiniert, nämlich die beiden Flankenstellungen mit einer Neigungslage, in der Konkavkrümmung induziert wird, meistens die Stellung — 45°. In allen drei Lagen hielt sich die Pflanze gleiche Zeit lang auf. Die Bewegung erfolgte so, daß das Blatt von der einen Flankenstellung in die Lage — 45°, von da in die zweite Flankenstellung einrückte, dann wieder zurück in die Lage — 45° und in die erste Flankenstellung usf. Der Lage — 45° mußte also eine Kontaktklemme vom Typus *e''* (vgl. Abschn. II) entsprechen, da ja von hier die Bewegung immer im Sinne der Ankunftsrichtung weitergehen mußte. Die geotropische Reizlage ist demnach in diesem Versuch mit Stellungen kombiniert, in welchen ausschließlich Epinastie stattfinden kann; Geotorsionen treten nicht auf. Die Zeitsumme, während deren der tropistische Reiz einwirkt, ist ebensogroß wie die, während deren das Blatt sich in den Flankenlagen befindet. Die Zeit, während deren der nastische Reiz wirksam ist, ist aber doppelt so groß, denn es ist anzunehmen, daß dieser auch in der tropistischen Reizlage wirkt und daß hier wenigstens einige Glieder der ihm entsprechenden Reizkette in Aktion treten.

Ich will zunächst eine Reihe derartiger Versuche mitteilen.

Versuch 17. August 1909.

Pflanze seit 16. VIII. im dunklen Versuchsraum. Blatt bei Beginn des Versuchs genau horizontal, keine Schlafbewegung. Temp. 23,0—23,5°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 17. VIII., 4^{10} Nm. Expositionszeit je 5 Min.

17. VIII., 6^{45} deutliche Konkavkrümmung.

10^{30} Konkavkrümmung weiter fortgeschritten, Blatt der normalen Horizontallage um 25° näher gerückt.

Versuch 22. August 1909.

Pflanze seit 21. VIII., 11^h Vm. im dunklen Versuchsraum. Bis zu Beginn des Versuchs hat sich das Blatt eine Spur gesenkt. Temp. 18,0—19,8°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 22. VIII., 10^{50} Vm. Expositionszeit je 5 Min.

22. VIII., 3^{35} Blatt eine Spur konkav gekrümmt.
10^{15} Konkavkrümmung fortgeschritten, Blatt der normalen Horizontallage um 5° genähert.
23. VIII., 9^{30} Vm. Blattstellung noch ebenso.

Versuch 23. August 1909.

Pflanze seit 22. VIII., 8^{15} Vm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs hat sich das Blatt eine Spur gesenkt. Temp. 17,8—18,5°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 60°. Beginn der intermittierenden Reizung 23. VIII., 10^{15} Vm. Expositionszeit je 5 Min.

23. VIII., 3^{15} deutliche Konkavkrümmung.
24. VIII., 12^{20} Vm. dieselbe etwas weiter fortgeschritten.
10^{00} Vm. Blattstellung noch dieselbe; Blatt der normalen Horizontallage um 5° genähert.

Versuch 27. August 1909.

Pflanze seit 27. VIII., 12^{40} Vm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs hat das Blatt seine horizontale Lage genau eingehalten. Temp. 18,5—19,5°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 27. VIII., 4^{20} Nm. Expositionszeit 5 Min.

27. VIII., 7^{00} die Konkavkrümmung hat begonnen.
11^{20} die Konkavkrümmung wesentlich fortgeschritten (um 12°).
28. VIII., 11^{00} Vm. Das Blatt hat gegenüber der Anfangslage seine Richtung um 14° verändert.
3^{30} Nm. Krümmung nicht weiter fortgeschriten.

Es wird nunmehr durch Abnehmen der Kontaktklemme *e''* die Lage — 45° ausgeschaltet, so daß das Blatt sich nur noch in den beiden Flankenstellungen immer je 5 Minuten aufhält.

28\. VIII., 5^{30} Nm. Die Blattstellung hat sich noch nicht geändert.
10^{40} Die Konkavkrümmung ist etwas zurückgegangen.
29\. VIII., 10^{15} Vm. Die Krümmung ist im epinastischen Sinne um 8° vorgerückt.

Versuch 2. September 1909.

Pflanze seit 1. IX., 11^h Nm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs hat das Blatt seine horizontale Lage genau eingehalten. Temp. 15,2 — 16,3°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 2. IX., 10^{45} Vm. Expositionszeit je 5 Min.

2\. IX., 5^{00} Nm. schwache Konkavkrümmung, dieselbe schreitet langsam fort bis
3\. IX., 10^{30} Vm. wo sie einen Winkel von 17° erreicht hat.

Versuch 8. September 1909.

Pflanze seit 7. IX., 10^h Nm. im dunklen Versuchsraum. Bis zum Beginn des Versuchs Stellung des Blattes unverändert. Temp. 16,9 — 17,0°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 8. IX., 10^{40} Vm. Expositionszeit je 10 Min.

8\. IX., 3^{15} eben merkliche Konkavkrümmung.
10^{10} dieselbe ist bis 17° vorgeschritten.

Versuch 12. September 1909.

Pflanze 11. IX., 12^h nachts in den dunklen Versuchsraum gebracht. Bis zum Beginn des Versuchs Blattstellung unverändert. Temp. 17,2 — 18,0°.

Kombination der Flankenstellungen mit der Lage — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 12. IX., 10^{00} Vm. Expositionszeit je 10 Min.

12\. IX., 3^{00} eben deutliche Konkavkrümmung.
5^{00} dieselbe bis 8° vorgeschritten.
12\. IX., 12^{40} Vm. Krümmung bis 16° vorgerückt.

Diese Versuche dürften genügen, um darzutun, daß unter den gegebenen Bedingungen *Konkavkrümmungen* auftreten. Zwar sind sie oft nur recht schwach, doch immer deutlich nachweisbar, und damit ist der Beweis geliefert, daß die Epinastie durch den die Konkavkrümmung hervorrufenden Schwerkraftreiz auch dann noch überwunden wird, wenn sich die Blätter gleich lange Zeit in der geotropischen Reizlage — 45° (oder — 60°, vgl. Versuch vom 23. VIII.) und in Flankenstellung aufhalten. Es wird Aufgabe weiterer Untersuchungen, die ich vorhabe, sein, dieses Zusammenwirken von Konkavkrümmung und epinastischen Vorgängen genauer quantitativ zu studieren und u. a. auch festzustellen, bei welcher Neigungslage bezw. Zeitkombination der Grenzfall erreicht ist, wo weder konkave noch konvexe Krümmung erfolgt. Wie ich oben schon sagte, lag mir zunächst hieran weniger; die mitgeteilten Versuche sollten vielmehr lediglich der Beantwortung der Frage dienen, ob die konvexe Krümmung, die aus mit positivem Vorzeichen versehenen Neigungslagen eintritt, rein epinastischer Natur ist, oder ob sich der epinastischen noch eine tropistische Komponente zugesellt. Wie diese Versuche anzustellen sind, dürfte nunmehr leicht einzusehen sein. Wir haben einfach nichts weiter zu tun, als mit der Lage — 45° jetzt nicht, wie in den vorigen Versuchen, je eine Flankenstellung, sondern eine Neigungslage, die mit positivem Vorzeichen versehen ist, zu kombinieren. Reizen wir z. B. das Blatt intermittierend in der Lage — 45° und (immer gleiche Zeit lang) in der Stellung + 45° oder + 90° oder + 135° und finden, daß genau ebenso wie in den oben mitgeteilten Versuchen schwache Konkavkrümmungen resultieren, so können wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß es tropistische Konvexkrümmungen nicht gibt, oder daß sie zum mindesten sehr schwach sind. Treten dagegen unter den beschriebenen Versuchsbedingungen Konvexkrümmungen auf, so ist der Beweis geliefert, daß beim Einrücken des Blattes in die normale Horizontalstellung aus einer positiven Neigungslage außer dem nastischen ein tropistischer Effekt sich geltend macht. Die Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, führten alle zu dem gleichen Ergebnis. Es seien einige mitgeteilt.

Versuch 30. August 1909.

Mit dem Blatte, das zu diesem Versuche diente, war vorher bereits ein Versuch nach Art der oben beschriebenen (Kombination beider Horizontallagen mit der Stellung — 45°; Reizdauer je

5 Min.) angestellt worden. Es hatte sich schwach konkav gekrümmt. Am 30. VIII., 11^{10} Vm. wird der Versuch so fortgeführt, daß das Blatt intermittierend in den Lagen + 135° und — 45° gereizt wird. Die Bewegung von einer Lage in die andere erfolgt über die normale Horizontallage. Expositionszeit je 5 Min. Temp. 18,7—19,5°.

30. VIII., 3^{15} Nm. die Konkavwirkung ist noch um eine Spur fortgeschritten (Nachwirkung).
5^{30} desgl., etwa 2°.
9^{40} es hat eine deutliche Konvexkrümmung eingesetzt (6°), die fortschreitet, bis sie
31. VIII., 11^{00} Vm. 9°
3^{30} 12° erreicht.

Versuch 3. September 1909.

In gleicher Weise ist auch der oben mitgeteilte Versuch vom 2. IX. fortgesetzt worden. Temp. 15,2—16,0°.

Beginn 3. IX., 10^{30} Vm. Expositionszeit je 5 Min.

3. IX., 3^{30} Nm. deutliche Konvexkrümmung.
5^{00} fortgeschritten bis 14°
9^{30} „ „ 26°
4. IX., 10^{15} Vm. „ „ 40°.

Versuch 1. September 1909.

Pflanze 31. VIII., 10^{30} Nm. in den dunklen Versuchsraum gebracht. Stellung des Blattes bis zum Beginn des Versuchs unverändert. Temp. 17,5°.

Kombination von + 135° und — 45°. Beginn der intermittierenden Reizung 1. IX., 10^{45} Vm. Expositionszeit je 5 Min.

Bereits 4^{00} Nm. hat das Blatt eine Konvexkrümmung von 70° zurückgelegt. Der Versuch wird jetzt abgebrochen und das Blatt in die Neigungslage — 45° eingestellt. 10^{45} Nm. hat es sich um 22° konkav gekrümmt.

Versuch 1. September 1909.

Pflanze ebenso vorbehandelt wie die des vorigen Versuchs. Blattstellung bis zum Beginn des Versuchs unverändert. Temp. 16,2—17,5°.

Kombination von $+135^0$ und -45^0. Beginn der intermittierenden Reizung 4^{30} Nm. Expositionszeit je 5 Min.

1. IX., 6^{30} Nm.	Konvexkrümmung	13^0
10^{45}	„	23^0
2. IX., 10^{00} Vm.	„	25^0.

Der Versuch wird jetzt abgebrochen und das Blatt in die Lage -45^0 eingestellt. 3^{30} Nm. hat es sich um 10^0 konkav gekrümmt.

Versuch 8. September 1909.

Fortsetzung des S. 60 angegebenen Versuchs gleichen Datums. Nachdem die Konkavkrümmung von 17^0 eingetreten war, wird das Blatt intermittierend je 10 Min. in den Lagen $+45^0$ und -45^0 gereizt. Beginn 8. IX., 11^{20} Nm. Temp. $16{,}9-17{,}0^0$.

9. IX., 9^{50} Vm. Das Blatt hat eine Konvexkrümmung von 17^0 ausgeführt.

Mit der Kombination $+90^0$ und -45^0 habe ich keine Versuche ausgeführt, doch unterliegt es keinem Zweifel, in welchem Sinne sie ausgefallen wären. Als Resultat ergibt sich somit, daß bei Konvexkrümmungen der Blätter aus Neigungslagen mit positivem Vorzeichen[1]) eine geotropische Komponente beteiligt ist.

Natürlich wird die Größe derselben nicht konstant sein. Wir werden erwarten können, daß die Erregung von der Neigungslage abhängt. Obwohl mir hierüber einige Versuche vorliegen, sehe ich davon ab, sie mitzuteilen, weil sie noch zu wenig zahlreich sind, um die verschiedenen Fragen, die der Beantwortung harren, zu lösen, und weil ich ferner in dieser Arbeit nur die qualitativen Verhältnisse zu behandeln beabsichtige.

Bevor ich zu einigen kurzen, sich hieran anschließenden Besprechungen übergehe, möchte ich nicht versäumen, auf einen Punkt nochmals hinzuweisen, den ich schon mehrfach berührt habe. Es ist bei all diesen Versuchen großes Gewicht darauf zu legen, daß die Blätter bei Verdunkelung die normale Horizontallage möglichst einhalten und sich nicht etwa stark abwärts krümmen. Derartige Krümmungen treten immer auf, wenn die Blätter starker Beleuchtung ausgesetzt waren. Wird die Pflanze von oben sehr stark beleuchtet, so kann man schon im Lichte beobachten, daß die Blätter

---

1) Wenigstens soweit die Winkel $+45^0$ bis $+135^0$ in Frage kommen.

aus der Horizontale herausrücken und eine mehr oder weniger geneigte Stellung einnehmen. Diese Senkung wird durch Verdunkelung noch wesentlich vergrößert. Arbeitet man mit solchen Blättern, so ist es meist überhaupt nicht möglich, im Dunkeln geotropische Konkavkrümmungen zu erzielen. Dieselben werden eben von der direkt oder indirekt durch das Licht hervorgerufenen Konvexkrümmung unterdrückt. Ob wir es hier nun mit Photonastie oder mit einer durch die starke Beleuchtung hervorgerufenen Umstimmung des Geotropismus zu tun haben, entzieht sich zurzeit der Beurteilung. Ich habe schon früher hervorgehoben, daß ich deshalb hier nicht näher auf diese Frage eingehen kann. — Wenn die Pflanzen dagegen bei schwachem Oberlicht erzogen werden, so stellen sich die Blätter sehr schön in die optimale Lichtlage, die in diesem Falle die Horizontale ist, ein, und sie ändern diese Stellung im allgemeinen auch nicht, wenn sie verdunkelt werden. Ganz schwache Senkungen können auch da ab und zu vorkommen, doch sind diese meist so gering, daß sie das Versuchsergebnis nicht stören. Um dies zu zeigen, habe ich absichtlich oben (S. 59) zwei Versuche mitgeteilt, welche angesetzt wurden, nachdem die Blätter eine ganz schwache Senkbewegung ausgeführt hatten. Wir sehen, daß trotzdem die konkaven Krümmungen eintraten. Ob nun die im Dunkeln am intermittierenden Klinostaten bei Kombination beider Flankenstellungen nachweisbare Epinastie ihrem Wesen nach identisch ist mit den Konvexkrümmungen, die bei uns nach starker Beleuchtung erfolgen, bleibt natürlich noch zu entscheiden. Mir kam es nur darauf an zu zeigen, daß bei bestimmter Vorbehandlung die Horizontalstellung die normale Lage der Blätter im Dunkeln ist und daß beim Einrücken der Blätter in diese Lage, was durch Konkav- oder Konvexkrümmung erfolgen kann, der Geotropismus beteiligt ist. Daß dieser Geotropismus zum Teil durch gewisse äußere Einflüsse überwunden und dadurch der Beobachtung entzogen werden kann, ist eine Frage, die gesonderte Behandlung verlangt und die ich näher untersuchen werde. Da die in dieser Arbeit in Betracht kommenden Versuche alle mit gleichem Ausgangsmaterial angestellt wurden, sind sie auch alle direkt miteinander vergleichbar.

Die in diesem und im vorigen Kapitel mitgeteilten Tatsachen werfen auch auf die Klinostatenversuche, von denen wir im Abschnitt VI sprachen, in gewisser Beziehung neues Licht. Ich habe damals die beiden Flankenstellungen, die bei der gleich-

mäßigen Rotation durchlaufen werden, nicht berücksichtigt, weil noch das Material zu ihrer Beurteilung fehlte. Es gilt jetzt, auf Grund der gewonnenen Erfahrungen darauf kurz zurückzukommen. Welcher Natur die starken Konvexkrümmungen sind, die bei gleichmäßiger Rotation der Blätter an der horizontalen Achse des Klinostaten auftreten, das können wir jetzt vermuten. Sie sind offenbar als resultierende Effekte von Geotropismus und Epinastie anzusehen. Der geotropische Reiz induziert Konvex- und Konkavkrümmungen, die sich natürlich, wenn entsprechende Reizlagen (z. B. + 90° und — 90°; + 135° und - 45° usw.) durchlaufen werden, entgegenarbeiten. Die Kombination der Reizlagen an der horizontalen Achse ist immer so, daß durch das Zusammenwirken beider eine Konvexkrümmung resultiert. Das folgt aus den Versuchen, die in diesem Kapitel mitgeteilt sind. Die Konvexkrümmung würde also auch dann erfolgen, wenn wir die Flankenstellungen gänzlich ausschalten würden. Dadurch, daß diese am Klinostaten auch passiert werden, wird der Anteil, den die Epinastie am Endresultat hat, noch größer, und wir können verstehen, daß so starke Konvexkrümmungen zustande kommen.

Wenn die Achse des Klinostaten geneigt ist, z. B. um 45° aufwärts, so liegen die Dinge etwas anders. Wir wollen zuerst von dem Fall ausgehen, in welchem die Blätter senkrecht zu der um 45° nach oben geneigten Klinostatenachse stehen, so, daß die Blattoberseite schräg zenitwärts liegt. Fig. 6 veranschaulicht diese Versuchsanordnung. In den vier Quadranten, die das Blatt bei der Drehung passiert, sind die Mittelstellungen die folgenden: im oberen + 45°, im unteren — 45°, in den beiden seitlichen ist der Mittelnerv horizontal gerichtet, die Querachse bildet aber einen Winkel von 45° mit der Horizontalen; in der einen Seitenlage ist dadurch die eine, in der anderen die andere Längshälfte des Blattes schräg nach oben gekehrt. Torsionen treten nicht auf. Die Wirkung der Epinastie ist in diesen Seitenlagen jedenfalls eine sehr geringe. Bringt man das Blatt in eine solche Stellung, so tritt nach einiger Zeit Torsion der Querachse ein, bis diese in die Horizontallage eingerückt ist; Epinastie zeigt sich, wenn überhaupt, nur sehr schwach. — Ich habe diesen Klinostatenversuch siebenmal wiederholt; von einer Ausnahme abgesehen, bei der ganz schwache Konkavkrümmung zu beobachten war, traten in allen Fällen deutliche Konvexkrümmungen auf. Diese können nicht allein von Reizen herrühren, die in den Seitenlagen auf die Blätter wirken. Es müssen daher die in der

Lage $+ 45^0$ induzierten Vorgänge mitwirken, um die in $- 45^0$ induzierte Konkavkrümmung zu überwinden. Damit gewinnt die Annahme sehr an Wahrscheinlichkeit, daß am gleichmäßig rotierenden Klinostaten auch die die Konvexkrümmung einleitenden geotropistischen Gravitationswirkungen sich summieren.

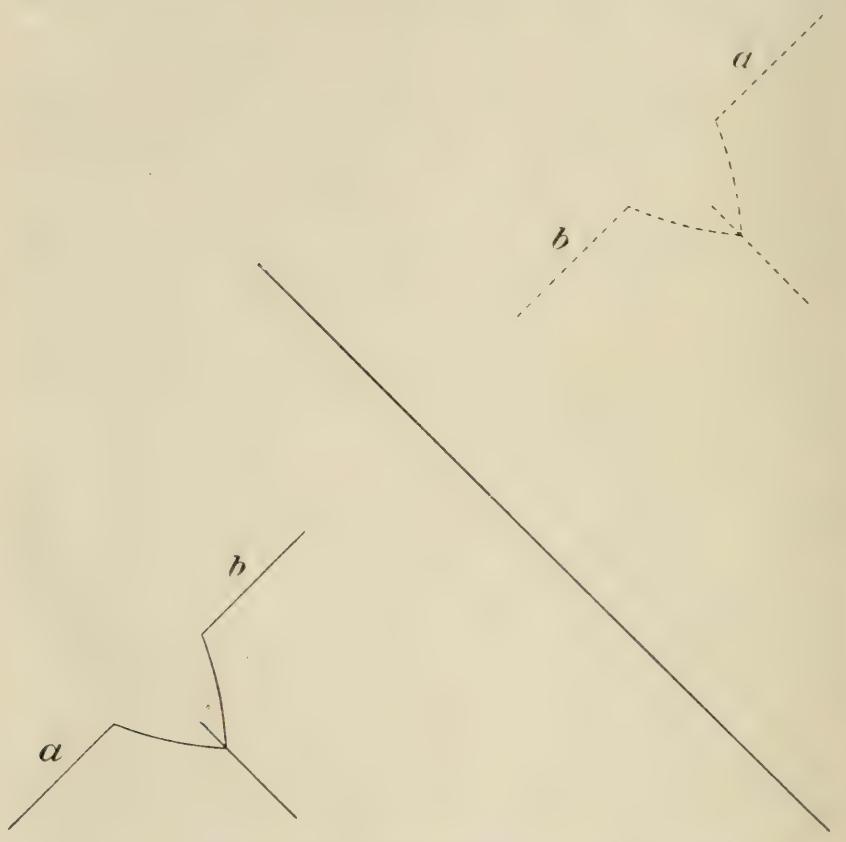


Fig. 6. Beide Blätter durchlaufen die Lagen $- 45^0$ und $+ 45^0$.

Eine andere Anordnung der Blätter an der um 45^0 geneigten Klinostatenachse hatten wir bereits früher besprochen: die Parallelstellung des Blattes mit der Achse. Uns interessierte besonders der Fall, bei dem das Blatt die Winkel $- 45^0$ und $- 135^0$ durchläuft, weil da nach einiger Zeit der Drehung schwache Konkavkrümmungen auftreten. Davon, daß das Blatt die Stellung $- 135^0$ durchläuft, können sie nicht herrühren, denn wir wissen aus Abschnitt V, daß einige Zeit nach Einstellung des Blattes in diese

Lage Konvexkrümmung eintritt. Ich möchte hier beiläufig bemerken, daß wir über die Natur dieser Konvexkrümmung noch nichts Sicheres aussagen können. Es könnte hier ebenso wie bei den aus anderen Reizlagen erfolgenden, von denen oben gesprochen wurde, Zusammenwirken von Geotropismus und Epinastie vorliegen. Es wäre aber auch möglich, daß in der Lage — 135° eine die Konvexkrümmung induzierende geotropische Reizung gar nicht stattfindet, sondern daß wir es mit Epinastie zu tun haben, welche die geotropische Konkavkrümmung überwindet. Letztere wäre dann in dieser Lage sehr schwach, bedeutend schwächer als in den Stellungen — 45° und — 90°. Es muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, diese nicht uninteressante Frage zu entscheiden. Wir kehren jetzt zu unserer obigen Betrachtung zurück. Zweifellos wird die Konkavkrümmung in der Lage — 45° und den benachbarten Winkelstellungen induziert. In den Flankenstellungen, die in diesem Versuche um 45° nach unten geneigt sind, herrscht die Tendenz zu epinastischer Krümmung vor. Bringt man ein Blatt in diese Lage (Blattfläche senkrecht, Mittelnerv 45° nach unten geneigt), so beobachtet man starke epinastische Krümmung, zugleich Torsion der Fläche bis zur Horizontalstellung der Querachse. Die Konkavkrümmung, die das Blatt schließlich unter Mitwirkung der Torsion in die normale Horizontallage bringt, setzt meistens erst ziemlich spät ein. Wir dürfen also wohl annehmen, daß für das Eintreten der schwachen Konkavkrümmung am Klinostaten hauptsächlich die Reizungen in dem Quadranten, welcher die Lage — 45° zum Mittelpunkt hat, verantwortlich zu machen sind.

Eine vollständige Analyse aller Klinostatenversuche wird sich erst geben lassen, wenn wir über die Erregungsgröße der geotropischen Reizung und die Zeit des Abklingens sowie über das Zusammenwirken von tropistischen und nastischen Vorgängen genauer unterrichtet sind.

IX. Schlußbemerkungen.

Die in dieser Arbeit mitgeteilten Untersuchungen haben ergeben, daß bei den (unter Lichtabschluß erfolgenden) Bewegungen der Blätter nach Einstellung in verschiedene Neigungslagen drei Faktoren beteiligt sein können: geotropische Konvexkrümmung, geotropische Konkavkrümmung und Epinastie. Konkavkrümmung tritt ein, wenn die Blätter die Stellungen — 1° bis — 114° einnehmen, Konvexkrümmung aus den übrigen Neigungslagen. Schon

im Abschnitt V wurde darauf hingewiesen, daß daraus nicht etwa geschlossen werden darf, allein in diesen Lagen würden die entsprechenden geotropischen Reizvorgänge eingeleitet. Es könnte ja sein, daß, um mit Noll zu reden, die der Konkav- und der Konvexkrümmung zukommenden Reizfelder sich teilweise decken und somit die Reaktion in gewissen Lagen als die Resultante zweier antagonistisch wirkender, ungleich starker Kräfte aufzufassen wäre. Wir haben bisher keinen sicheren Anhaltspunkt, die Frage in diesem oder jenem Sinne zu entscheiden.

Jedenfalls werden wir annehmen müssen, daß die erregende Wirkung der Schwerkraft in verschiedenen Neigungslagen eine ungleiche ist, ähnlich wie das für radiäre, parallelotrope Organe erwiesen ist. Sie nimmt höchstwahrscheinlich mit der Ablenkung aus der normalen Horizontallage zunächst bis zu einem Maximum zu, von da an wieder ab. Wo dieses liegt und wo die Minima zu suchen sind, das zu entscheiden muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Diese werden auch klarzustellen haben, ob der konvexen und konkaven geotropischen Krümmung qualitativ gleiche oder wesensverschiedene Reizvorgänge zugrunde liegen.

Es fragt sich jetzt, wie wir uns das Zusammenwirken von Geotropismus und Epinastie vorstellen können. Ist die Epinastie ein Faktor, der unter allen Umständen die Ruhelage, welche das dorsiventrale Organ einnimmt, als nachweisbare Komponente mitbestimmt? Wir wollen zunächst einmal diejenige Orientierung der Pflanze ins Auge fassen, von der wir bei fast allen Versuchen ausgegangen sind: Hauptsproß senkrecht, Blattspreite horizontal, Blattstiel gerade oder sehr schwach gekrümmt, schräg gerichtet. Wie kommt hier die normale Gleichgewichtslage zustande? Man könnte daran denken, daß der Epinastie von dem entgegenwirkenden Geotropismus gerade das Gleichgewicht gehalten wird. Dann wäre vorauszusetzen, daß die geotropische Reaktion in den Lagen — 1° bis — 114° stärker ist als in 0°, da sie dort die Epinastie überwindet, in 0° aber gerade den Wert erreicht, der nötig ist, der Epinastie das Gleichgewicht zu halten. Ob diese Voraussetzung nun zutrifft oder nicht, jedenfalls scheint mir gegen die obige Deutung besonders ein Moment zu sprechen: die Blätter nehmen ja auch dann als stabile Ruhelage die Horizontale ein, wenn sie sich im Zustande starker konvexer Krümmung befinden. Auch dann also, wenn sich die epinastische Krümmnng geltend gemacht hat. ändert sich die Gleichgewichtslage nicht, und das spricht meines

Erachtens dafür, daß diese Gleichgewichtslage ganz vorwiegend durch den Geotropismus bestimmt wird. Denn sonst wäre zu erwarten, daß stark konvex gekrümmte Blätter eine etwas nach oben abweichende Lage als Ruhelage einnähmen[1]). Es liegt hier also offenbar etwas ähnliches vor wie bei dem Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus bei verschiedenen Pflanzen, z. B. *Phycomyces*, dessen Sporangienträger trotz entgegenwirkendem Geotropismus sich genau in die Lichtrichtung einstellen. Möglicherweise könnten sich auch beide Reizketten gegenseitig beeinflussen. Wir hätten damit das Recht, von Transversalgeotropismus der Blätter zu sprechen. Ob die Einstellung in die Horizontale sich aus dem Antagonismus von geotropischer Konvex- und Konkavkrümmung erklärt, möge zunächst dahingestellt bleiben.

Wie steht es nun mit der labilen Gleichgewichtslage? In den im Abschnitt V mitgeteilten Versuchen zeigte sich, daß eine Umkehrung der Krümmungsrichtung nach Einstellung in Winkel, die nahe der labilen Ruhelage liegen, nicht eintritt. Da das Vorhandensein von Epinastie erwiesen ist, so ist damit gezeigt, daß die Voraussetzung, von der Noll bei seinen Epinastieversuchen (vergl. Abschnitt I S. 10 ff.) ausging, nicht gerechtfertigt ist. Die Dinge können also nicht so liegen, daß die „ständig wirkende" Epinastie bereits zur Konvexkrümmung geführt haben muß, noch ehe eine entgegengesetzt gerichtete geotropische Wirkung sich geltend machen kann. Wenn wir annehmen, daß ein epinastischer Erregungszustand in dem Organ dauernd vorhanden ist — was allerdings erst exakt zu beweisen wäre — dann würde sich als Konsequenz hieraus ergeben, daß die der geotropischen Reaktion, welche der Epinastie entgegenwirkt, vorausgehenden Glieder der Reizkette sehr schnell verlaufen und die Vorgänge, die direkt die epinastische Krümmung bedingen, überholen. Es könnte auch sein, daß sie direkt in diese eingreifen; dann würden wir es mit einer ähnlichen Erscheinung zu tun haben, wie Fitting (1903) sie für Ranken nachgewiesen hat, bei denen durch Berührung der Gegenseite die Krümmung auch dann verhindert wird, wenn die ersten Glieder der zur Krümmung führenden Reizkette bereits abgelaufen sind.

Es darf natürlich auch die Ausgangslage nicht außer acht gelassen werden, von der Noll bei seinen Versuchen und ich bei

1) Es kann allerdings vorkommen, daß nach sehr starken Konvexkrümmungen die Horizontale nicht erreicht wird. Andrerseits kann man auch öfter beobachten, daß sie überschritten wird. Ich möchte daher obiges nicht mit voller Bestimmtheit sagen. Vermutlich liegen die Dinge viel komplizierter als es zunächst den Anschein hat.

den meinigen ausging. Sie war in beiden Fällen die normale Richtung des dorsiventralen Organs an der aufrecht stehenden Pflanze. Schon in dieser Lage könnte ein Zustand induziert sein, der die Epinastie aufhebt bezw. ausschaltet und sich in der labilen Ruhelage erhält. Leider verfüge ich nicht über Versuche, welche darüber Rechenschaft geben, ob die labile Ruhelage unabhängig vom Krümmungszustand des Blattes ist. Notwendig ist das natürlich nicht; es wäre nicht ausgeschlossen, daß sie z. B. bei stark konvex gekrümmten Blättern nicht bei — 115° liegt. Die Entscheidung dieser Frage könnte uns vielleicht einige Hinweise darauf geben, welcher Art das Znsammenwirken von Geotropismus und Epinastie ist.

X. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Die Einstellung der *Lophospermum*-Blätter in die normale horizontale Ruhelage nach Ablenkung aus derselben erfolgt durch Wachstumskrümmung des Blattstiels.

Während der Wachstumskrümmung ist das Wachstum der Mittellinie beschleunigt.

Aus den Neigungslagen — 1° bis — 114° erfolgt Konkavkrümmung (beschleunigtes Wachstum der Stiel*unter*seite), aus den Lagen + 1° bis ± 180° und — 116° bis ∓ 180° Konvexkrümmung (beschleunigtes Wachstum der Stiel*ober*seite). Die labile Ruhelage liegt also etwa bei — 115°.

An der horizontalen Achse des Klinostaten treten unter allen Umständen Konvexkrümmungen auf, gleichgültig, wie das rotierende Blatt zur Achse orientiert ist. Geoperzeption und Summation geotropischer Reize ist am Klinostaten möglich.

Die Blätter zeigen Epinastie und diese läßt sich rein, ungestört durch den Geotropismus zum Ausdruck bringen.

Außer der epinastischen gibt es eine geotropische Konvexkrümmung, ferner geotropische Konkavkrümmung. Somit können bei dem im Dunkeln erfolgenden Einrücken der Blätter in die Gleichgewichtslage drei Faktoren beteiligt sein.

Zu den vorliegenden Untersuchungen haben mir die Königlich preußische Akademie der Wissenschaften und das Großherzoglich badische Ministerium der Justiz, des Kultus und Unterrichts namhafte Subventionen gewährt. Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle dafür meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

Freiburg i. B. Botanisches Institut, März 1910.

Zitierte Literatur.

Blaauw, 1909. Die Perzeption des Lichts. Diss. Utrecht.

Baranetzky, 1901. Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora Bd. 89, S. 138 ff.

Bässler, 1909. Über den Einfluß des Dekapitierens auf die Richtung der Blätter an orthotropen Sprossen. Bot. Ztg. Bd. 67, S. 67 ff.

Bonnet, 1758. Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. Deutsch von Boeckh und Gatterer 2. Aufl. Ulm 1803.

Bose, 1906. Plant response as a means of physiological investigation. London.

Czapek, 1895. Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-naturw. Klasse Bd. 104, I, S. 1197 ff.

Czapek, 1898. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32, S. 175 ff.

Czapek, 1901. Über den Vorgang der geotropischen Reizperzeption in der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 19. Gen.-Vers.-Heft, S. 116 ff.

Dachnowski, 1907. Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44, S. 254 ff.

Detmer, 1882. Über Photoepinastie der Blätter. Bot. Zeitung Bd. 40, S. 787 ff.

Dutrochet, 1837. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Bd. II. Paris.

Fischer, A., 1890. Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Botan. Ztg. Bd. 48, S. 673 ff.

Fitting, 1903. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38, S. 545 ff.

Fitting, 1905. Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. I. II. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, S. 221 ff.

Frank, A. B., 1870. Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig.

Frank, A. B. 1873. Zur Frage über den Transversalgeotropismus und -heliotropismus. Botan. Ztg. Bd. 31, S. 17 ff.

Fröschel, 1908. Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. I. Mitteilung. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-naturw. Klasse Bd. 117, I, S. 236 ff.

Fröschel, 1909. Dasselbe, II. Mitteilung. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-naturw. Klasse Bd. 118, I, S. 1247 ff.

Guttenberg, H. v., 1907. Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45, S. 193 ff.

Jost, 1908. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Jena.

Knight, 1806. Über die Richtung der jungen Wurzel und des jungen Stengels bei der Keimung. Deutsch von Ambronn. Ostwalds Klassiker, Nr. 62, 1895.

Krabbe, 1889. Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20, S. 211 ff.

Luxburg, Graf H., 1905. Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Krümmung. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 41, S. 399 ff.

Němec, 1906. Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 43, S. 501 ff.

Noll, 1885. Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. I. Teil. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg Bd. III, 2, S. 189 ff.

Noll, 1887. Dasselbe. Ebenda Bd. III, 3, S. 315 ff.

Noll, 1892. Über heterogene Induktion. Leipzig.

Noll, 1893. Eine neue Methode zur Untersuchung auf Epinastie. Flora Bd. 77, S. 357 ff.

Noll, 1900. Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34, S 457 ff.

Noll, 1902. Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 20, S. 403 ff.

Pekelharing, 1909. Onderzoekingen over de perceptie van den zwaartekrachtprikkel door planten. Diss. Utrecht.

Pfeffer, 1881. Pflanzenphysiologie Bd. II.

Pfeffer, 1904. Dasselbe. 2. Aufl.

Prantl, 1873. Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Blätter. Arb. d. bot. Inst. Würzburg Bd. I, 3, S. 371 ff.

Pringsheim, E., 1907. Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 9, S. 263 ff.

Pringsheim, E., 1909. Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 9, S. 415 ff.

Sachs, 1872. Verh. d. physikal.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg 16. März.

Sachs, 1879. Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmung während des Wachstums. Arb. d. bot. Inst. Würzburg Bd. II, 2, S. 209 ff.

Sachs, 1879. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Ebenda S. 226 ff.

Schimper, 1854. Amtl. Bericht der Naturforscherversammlung in Göttingen, zitiert nach de Vries (1872).

Stahl, 1884. Einfluß des Lichts auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 2, S. 383 ff.

Uhlitzsch, 1887. Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. Diss. Leipzig.

Vines, 1889/90. On epinasty and hyponasty. Ann. of bot. Bd. 3, S. 415 ff.

de Vries, 1872. Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg Bd. I, 2, S. 223.

de Vries, 1873. Die vitalistische Theorie und der Transversalgeotropismus. Flora Bd. 56, S. 305 ff.

Vöchting, 1888. Über die Lichtstellung der Laubblätter. Botan. Ztg. Bd. 48, S. 501 ff.

Über Organveränderung bei *Caulerpa prolifera*.

Von

J. M. Janse.

Mit Tafel I und II.

Als ich vergangenen Sommer (1909) wieder an der Zoologischen Station zu Neapel verweilte, habe ich meine früheren Versuche, welche auf die Organbildung bei *Caulerpa* und die dabei ins Spiel tretenden inneren und äußeren Einflüsse Beziehung hatten[1]), wieder aufgenommen und verfolgt, und es sind die dabei erzielten Resultate, welche ich hier besprechen möchte.

Zum besseren Verständnis jener Versuche und des Zwecks, welchen ich zu erreichen suchte, erinnere ich daran, daß die Ergebnisse meiner früheren Versuche mich zu der Auffassung führten:

daß in der *Caulerpa*-Zelle eine basipetale Impulsion wirksam ist, welche als Energiequelle aufgefaßt werden muß und deren Wirkung an Translokation von Protoplasma gebunden ist;

daß diese Impulsion die Richtung der mächtigeren Protoplasmaströme im „Blatte“ bestimmt;

daß sie, nach eingetretener erheblicher Verwundung des „Blattes“, den Ort des Entstehens von „Rhizomen“ und „Rhizoïden“ bestimmt; und

daß eine so kräftige Wirkung von ihr ausgeht, daß sie die Ausbildung energischer Protoplasmaströme, falls deren Richtung nicht mit der von ihr vorgeschriebenen zusammen fällt, verhindert.

---

1) Vergl. meine beiden Abhandlungen in dieser Zeitschrift:

I. Die Bewegungen des Protoplasmas von *Caulerpa prolifera*, 1889, Bd. XXI, S. 163.

II. Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*, 1906, Bd. XLII, S. 394.

Sie werden hier mit I und II angedeutet werden.

Die *Caulerpa*-Zelle solle somit nur einen aktiven Pol aufweisen, welcher stets basalwärts sich äußere.

Im Anschluß an diese Ergebnisse untersuchte ich diesmal näher, und nach anderer Richtung hin, den Einfluß, welchen die basipetale Impulsion auszuüben imstande ist.

Vorher beschäftigte ich mich jedoch mit der Regeneration, d. h. mit der Fähigkeit der Organe, Neubildungen gleicher Art zu bilden.

A. Regeneration.

Die erhaltenen Resultate der Regenerationsversuche können kurz in folgender Weise zusammengefaßt werden:

a) Rhizoïde (vergl. Fig. 1, 2, Taf. I).

Wenn man Rhizoïde abschneidet, so daß nur der Stumpf übrig bleibt, oder wenn Rhizoïd-Äste verwundet werden, so treten sehr bald nachher, öfters schon innerhalb 24 Stunden, neue Äste hervor, welche alle der Verwundungsstelle möglichst nahe stehen. Es zeigt solches z. B. Fig. 1, Taf. I, welches ein Rhizoïd darstellt 20 Stunden nach der Verstümmelung; die Äste waren dann schon 1—1½ mm lang. Fig. 2, Taf. I, welche die Regeneration eines Rhizoïd-Astes, gleichfalls 20 Stunden nach dessen Verwundung, darstellt, beweist, daß dieser sich in ähnlicher Weise verhielt.

Es sind jedoch nur die jüngeren Rhizoïde, die sich regenerieren: schon bald nach ihrer völligen Ausbildung hört dieses Vermögen auf; in einem Falle z. B. trat Regeneration bei Rhizoïden, welche etwa 14 mm hinter der wachsenden Rhizomspitze standen, nicht mehr ein.

b) Rhizome (vergl. Fig. 3, 4, 5, Taf. I).

Wenn man von einem kräftigen Rhizome die Spitze von einer Länge von etwa 2 cm abschneidet, so brechen schon sehr bald nachher, und zwar meistens dicht hinter dem gelben Pfropfen, welcher den vorläufigen Wundverschluß bildet, ein oder mehrere Rhizoïde hervor. Schon nach 1 bis 2 Tagen kann man solche finden. Etwas später, in verschiedenen Versuchen von 2 bis 5 Tagen nach der Verwundung, wird eine neue Rhizomspitze sichtbar, welche zuerst die Form eines kurzen Kegels hat. Bei normaler Orientierung des Rhizoms entstehen die Rhizoïde an der unteren Seite, während die Rhizomspitze seitlich zum Vorschein tritt (Fig. 3, Taf. I). Ein

einziges Mal sah ich zwei neue Rhizomspitzen sich ausbilden, und zwar die eine an der linken, die zweite an der rechten Flanke (Fig. 4*a* und *b*, Taf. I; *b* sechs Tage nach *a*).

Einmal trat der Anfang des Rhizoms so nahe beim neugebildeten Rhizoïde auf, daß beim Weiterwachsen beide Anfänge verschmolzen, so daß es nachher den Anschein hatte, als wäre das Rhizom aus der Basis des Rhizoïdes hervorgegangen (Fig. 5, Taf. I); allerdings war hier die Rhizomspitze etwas mehr nach der unteren Seite des Rhizomes hin verschoben als es sonst gewöhnlich der Fall ist.

c) Blätter.

Die Versuche über Regeneration von Blättern lieferten folgende Resultate:

Eine kräftige Pflanze, mit einem Rhizom von 150 mm Länge, trug 6 Blätter, welche so stark proliferiert hatten, daß sie zusammen 32 End-Prolifikationen trugen. Von diesen 32 wurden von 14 die Spitzen über 10 bis 15 mm abgeschnitten, während die übrigen unverwundet blieben. Alle Blätter waren ausgewachsen (was durch den grünen Randsaum an der Spitze angezeigt wird), doch keins trug auch nur den geringsten Anfang einer neuen Prolifikation. Auch nach 16 Tagen waren solche nicht aufgetreten; das Rhizom war inzwischen 70 mm länger geworden, was beweist, daß die Pflanze ganz normal war.

Dieser Versuch wurde dann wiederholt, doch wurden jetzt nur wachsende Blätter, also solche, welche mit einer weißen Spitze versehen waren, dazu gebraucht: 17 kräftige Pflanzen wurden ausgesucht, welche an ihren zahlreichen Blättern 23 junge, noch wachsende Prolifikationen trugen (sie hatten eine Länge, welche zwischen 4 und 19 mm wechselte, und nur eine war 45 mm lang); von allen diesen 23 Blättern wurden die Spitzen abgeschnitten über eine Länge von nur 1 mm. Nach 5 Tagen waren an 10 der jungen Blätter Anfänge von Prolifikationen aufgetreten, welche jedoch nie dicht an der Wunde, sondern stets in einiger Entfernung davon standen; die 13 übrigen jungen Blätter zeigten keine Veränderung. Obwohl nun die Verletzung der Spitzen nur bei 10 von den 23 Blättern zu ihrer Prolifikation, und somit zu eigentlicher Regeneration der verletzten „Blattspreiten“, führte, war doch bei den 13 übrigen Blättern die Verstümmelung nicht ohne jeden Erfolg geblieben, denn, wenn auch die verletzten Blätter selber nicht zur Prolifikation gebracht wurden, so war es doch auffallend, daß verschiedene der

niedriger stehenden, nicht verletzten, Spreiten jetzt ganz junge Blattanfänge aufwiesen.

Dieser Versuch würde somit zeigen, daß die Verletzung vieler jungen Blattspreiten einer Pflanze zwar zur Prolifikation (hier gleich Regeneration) führt, daß die neuen Organe dabei jedoch nie an der Wunde selbst, in der kleineren Hälfte der Fälle etwas weiter nach unten, aber noch auf den verletzten Blättern selber auftreten, doch daß in den meisten Fällen der Ort ihres Auftretens noch weiter nach unten, auf den älteren Blättern (d. h. auf jenen, welche die verletzten Prolifikationen trugen), verschoben wird.

In diesem Verband möchte ich hier erwähnen, daß die soeben genannte Pflanze (S. 75), welche nach Verletzung der Spitzen von 14 ihrer Blätter keine Prolifikationen trieb, auch nicht nach 16 Tagen, ein Benehmen zeigte, welches ich in keinem anderen Falle beobachtete: das Rhizom, das, wie gesagt, an der unverletzten Spitze sich in der Zeit um 70 mm verlängerte und daran 4 neue Blätter bildete, trieb außerdem an dem entgegengestellten, abgestutzten Ende eine neue Rhizomspitze, welche am 16. Tage nach dem Anfange des Versuchs schon 40 mm lang war und 2 neue Blätter aufwies. In den 16 Tagen war das, zuerst 150 mm lange, 6 Blätter tragende Rhizom, im ganzen also um 110 mm länger, und um 6 Blätter reicher geworden. Es hatte somit den Anschein, als wenn die Verletzung der zahlreichen Blattspitzen nicht der Prolifikation, sondern dem Wachstum der Rhizome und der Blattbildung an diesen zugute gekommen war. Ob diese Folgerung richtig ist, habe ich noch durch einzelne weitere Experimente klar zu legen versucht.

Wie bekannt, vermehrt *Caulerpa* sich nur in vegetativer Weise, indem losgerissene Blattstücke durch Rhizombildung zur Entstehung einer vollständigen Pflanze Veranlassung geben; wenn Rhizombildung nicht eintritt, so können zwar Rhizoïde und neue Prolifikationen hervorsprossen, doch ein kräftiges Individuum entsteht dabei nicht. Meine Versuche wurden angestellt mit dergleichen einzelnen Blättern, welche aus dem Meere heraufgebracht wurden, als sie schon mehrere neue Blattspreiten, doch noch kein Rhizom gebildet hatten. Sieben Blätter dienten zum ersten Versuch; sie waren meistens kräftig, 20—155 mm lang, und trugen je 2 bis 11 neue Blattspreiten. All die letzteren wurden nun durch eine Quetschung in die Quere in erheblichem Maße verletzt und dann in dem Bassin weiter kultiviert. Nach 7 Tagen zeigten 2 der Blätter ein kräftiges Rhizom, je mit 1 Blatt und vielen Rhizoïden;

3 hatten Rhizome (4—11 mm lang), welche jedoch noch keine Nebenorgane gebildet, die beiden letzten zeigten auch jetzt noch keine Rhizome, doch waren einzelne neue Spreiten auf dem Blatte entstanden. Die Verletzung mehrerer Blätter hatte somit in 5 von den 7 Fällen zur Bildung eines Rhizomes Veranlassung gegeben.

Zum zweiten Versuch wurden 32 ähnliche, doch schwächere Blätter benutzt (weil starke Exemplare mir nicht zu Gebote standen), nachdem sie schon während 28 Tagen im Bassin kultiviert und noch immer keine Rhizome gebildet hatten; die Blattspreiten trugen je 2 bis 15 junge, vielfach schmale Blättchen, welche dann wieder alle in obiger Weise durch Quetschung verletzt wurden.

Nach 6 Tagen war an 10 Blättern je ein Rhizom aufgetreten, und zwar bei 9 am basalen Teile des Tragblattes, bei 1 gerade oberhalb der Wunde; 22 Exemplare zeigten zwar kein Rhizom, doch bei 16 waren deutliche weiße Protoplasmaströme vorhanden, welche somit wahrscheinlich nachher die Bildung eines Rhizoms würden veranlaßt haben; von den 6 letzten, an denen somit keine Folgen der Verletzung erkannt wurden, waren 4 sehr schwach.

Es scheinen somit auch diese beiden Versuche zu zeigen, daß eine Verletzung der Blattspreiten zwar bisweilen (zumal bei jungen Blättern) Proliferierung hervorruft, doch daß sie auch zu Neubildung von Rhizomen führen kann, durch Vermittelung des Meristemplasmas, welches, von der Entmischung als Folge der Verletzung hervorgerufen, durch die basipetale Impulsion den basalen Teilen der ganzen Pflanze zuströmt.

Resultate.

Regeneration, womit hier speziell gemeint ist die Wiederausbildung eines gleichnamigen Organes nach Verletzung, findet bei Rhizoïden statt, indem sehr bald innerhalb 24 Stunden, ganz nahe an der Wunde mehrere neue Rhizoïdäste hervorsprossen. Eine neue Rhizomspitze, bisweilen zwei, entsteht ebenfalls dicht an der Wunde und wächst dann normaler Weise weiter. Bei beiden findet somit vollständige Regeneration der verloren gegangenen Spitzen statt.

Es sind jedoch nur die jungen Rhizoïde und die jungen Rhizome, welche sich in jener Weise erhalten; Verletzung von älteren Rhizoïden oder Rhizomteilen führt keine Regeneration herbei.

Schneidet man die Spitzen jüngerer noch wachsender Blätter ab, so bildet solches eine Veranlassung zur Prolifikation, wie über-

haupt jede Hemmung des Blattwachstums dazu zu führen scheint[1]). Die neuen Spreiten entstehen jedoch nie dicht bei der apikalen Wunde, wie es bei einfacher Regenerierung der Fall sein würde, sondern treten immer in einiger, bisweilen ansehnlicher Entfernung davon auf; war das verletzte Blatt eine Prolifikation, so kann der Entstehungsort der neuen Spreiten selbst auf das Tragblatt verlegt werden.

Ausgewachsene Blätter regenerieren sich nicht, doch scheint die Verletzung mehrerer solcher Blätter derselben Pflanze auf die Rhizombildung einen günstigen Einfluß auszuüben.

Wenn man diese Resultate betrachtet bezugnehmend auf das, was in meiner vorigen Arbeit (II) über die basipetale Impulsion und über ihren Einfluß auf die Organbildung gesagt wurde, so scheinen sie damit in vollem Einklang zu stehen.

Da die Bildung neuer Rhizome und Rhizoïde durch das Auftreten von Meristemplasma hervorgerufen wird, und dieses in hohem Maße dem Einfluß der basipetalen Impulsion unterliegt, so ist es sehr erklärbar, daß bei Regeneration dieser Organe die neuen Spitzen hart an der Wunde, also am basalsten Abschnitte, entstehen.

Was die Bildung neuer Blätter betrifft, so scheint die Sache weniger einfach zu sein. Wie schon aus meiner zitierten Arbeit hervorgeht, konnte das Verhalten des Blattmeristemplasmas, der basipetalen Impulsion gegenüber und in Verbindung mit der Stelle, wo sich die neue Blattspreite bildet, nicht festgestellt werden. Letztere entsteht am abgeschnittenen Blatte nicht an der basalen Wunde, so daß ein Einfluß der basipetalen Impulsion auf dieses Meristemplasma nicht zu konstatieren ist, entweder weil dieser Einfluß ohne Wirkung auf es bleibt, oder weil beim Blatt-Meristemplasma neben der basipetalen Impulsion noch ein zweites Agens wirksam ist, unter dessen Einfluß eine Verschiebung dieses Plasmas in apikaler Richtung stattfindet, ohne daß dieses jedoch die organische Spitze erreicht. Es wird neuen Versuchen vorbehalten sein, hierüber zu entscheiden.

Der Einfluß des Abschneidens der Spitzen ausgewachsener Blätter ließe vermuten, daß diese Verletzung auch in der basalen Partie der Pflanze eine Abtrennung von Meristemplasma veranlasse; früher wurde immer nur der apikale Teil betrachtet. Es fehlte mir an Zeit solches näher zu untersuchen, und doch wäre es für die

1) Vergl. meine Arbeit II, S. 422, 425.

Kenntnis der näheren Ursache der Entmischung im Plasma von Wichtigkeit, darüber belehrt zu sein, um so mehr als man meinen könnte, daß, wenn ein Unterschied bestände zwischen Blatt-Meristemplasma einerseits und Rhizom- und Rhizoïdplasma andererseits, in der basalen Partie der Pflanze sich Blatt-Meristemplasma abtrennen würde, während der Versuch zeigt, daß das dort abgetrennte Plasma an erster Stelle zur Ausbildung neuer Rhizomspitzen dient. Daraus ließe sich dann schließen, daß der Unterschied zwischen den beiden Meristenplasma doch nicht so groß sein könne.

B. Organveränderung.

Die in der zweiten meiner oben zitierten Abhandlungen (1906) beschriebenen Beobachtungen führten zur Aufstellung von Regeln über die Art des Auftretens der neuen „Organe" an der unverletzten sowie auch an der verwundeten *Caulerpa*-Pflanze. Es zeigte sich nämlich in Beziehung zur unverwundeten Pflanze:

daß Rhizoïde nur an den sich neu bildenden Rhizomteilen zum Vorschein kommen;

daß neue Rhizomspitzen sich nur bilden bei der, relativ wenig häufigen, Verästelung des alten Rhizomes;

daß Blätter entstehen: entweder an den jüngeren Rhizomteilen (normale Blattbildung) oder auf ausgewachsenen Blättern (normale Prolifikation).

Diese Regeln gestatten schon aus dem Ort des Auftretens von jedem Organanfang, sei dieser auch noch so klein, zu erkennen, ob er bestimmt ist, ein Rhizoïd, ein Rhizom oder ein Blatt zu werden. Alle meine weiteren Versuche im vergangenen Sommer haben mich wieder von der Richtigkeit der ermittelten Regeln überzeugt.

Auf dieser Möglichkeit der Vorausbestimmung der Natur eines noch nicht differenzierten Organanfanges beruhten meine weiteren Versuche.

Ich hatte mir nämlich die Frage: ob es möglich sei, die Natur eines Organanfangs durch das Insspielbringen anderer Kräfte zu verändern, zur experimentellen Beantwortung vorgelegt.

Zuerst habe ich es mit der Einwirkung äußerer Einflüsse versucht, obwohl meine Erwartungen über ihr Gelingen nur sehr gering waren:

Da der Ort des Entstehens eines Blattes nahe an der Rhizomspitze u. a. von der Schwerkraft induziert wird, lag es nahe zuerst zu untersuchen, wie ein Blattanfang sich verhalten würde,

wenn man die Pflanze in umgekehrter Stellung (Blätter nach unten, Rhizoïde nach oben) im Wasser schweben läßt, sobald ein ganz junger Anfang, nur etwa $^1/_4$ mm hoch, sichtbar geworden ist.

Es konnten dabei dreierlei Möglichkeiten auftreten:

erstens konnte der Blattanfang ungestört weiter wachsen,

zweitens konnte der Anfang zu wachsen aufhören (wobei dann eventuell ein neuer Blattanfang auf der jetzigen Rhizomoberseite entstehen könnte),

drittens konnte der Blattanfang zu einem Rhizoïde auswachsen, welches doch, zumal im Dunkeln, immer auf der Rhizomunterseite zum Vorschein kommt.

Die Versuche zeigten, daß der Blattanfang, trotz veränderter Einwirkung der Schwerkraft, sich weiter entwickelte, wobei er sich scharf dem bei diesen Versuchen hauptsächlich von der Seite eintretenden Lichte zu bog. Die Versuchspflanzen wuchsen ganz schnell: das Rhizom der ersten Pflanze nahm in 10 Tagen um 75 mm an Länge zu, während der ganz winzige Blattanfang sich in der Zeit zu einem 30 mm langen 14 mm breiten, verkehrt-herzförmigen Blättchen ausgebildet hatte. Bei der zweiten Pflanze war der Blattanfang von etwa $^1/_4$ mm in noch nicht völlig 2 Tagen zu einem Blatte von $10 \times 4^1/_2$ mm ausgewachsen; den nächsten Tag war es sogar schon 19 mm lang und $8^1/_2$ mm breit und auch sehr stark nach dem seitlichen Lichte zu gebogen.

Die relative Richtungsveränderung der Schwerkraft hatte somit keinen Einfluß auf die Natur des angelegten Organes ausgeübt. Eine neue Blattanlage hatte sich auf dem neuen Rhizomteile nicht gebildet.

Da die beiden beschriebenen Versuche somit kein Resultat lieferten und ähnliche, bei welchen nur äußere Einflüsse ins Spiel gerufen werden würden, mir ebenso wenig Erfolg zu versprechen schienen, versuchte ich es mit inneren Kräften, und wie wir sehen werden, mit besserem Resultat.

Das Experiment beruhte auf folgenden Erwägungen: in der zweiten meiner genannten Abhandlungen (1906) wurde beschrieben, daß an abgeschnittenen Blättern neue Rhizoïde, Rhizome und Blätter gebildet werden, und daß die beiden ersten immer ganz nahe an der Wunde auftreten, während der Ort des Entstehens der Blätter stets höher, nach der Spitze hin, verschoben liegt. Es konnte dabei zugleich gezeigt werden, daß solches Verhalten von dem sehr überwiegenden Einfluß, welchen die basipetale Impulsion

auf die Translokation des Meristemplasmas, welches die Bildung von Rhizoïden und Rhizomen einleitet, herrührt.

Wenn somit ein Blatt abgeschnitten wird, induziert die basipetale Impulsion an irgend einer, in nächster Nähe der (basalen) Wunde gelegenen, Stelle die Bildung von Rhizoïden und einem oder mehreren Rhizomen.

Wenn anderseits auf dem Blatte einer unverletzten Pflanze ein Organanfang sich gebildet hat, so hat dieser die Tendenz, zu einem Blatte auszuwachsen (denn, wie gesagt, Organe anderer Art entstehen unter diesen Umständen nie auf einem Blatte). Schneidet man ein solches Blatt ganz nahe unter einem Blattanfang ab, so wird der organbildende Einfluß der basipetalen Impulsion sich somit auch auf den Blattanfang erstrecken können, so daß dieser in diesem Falle der Wirkung zweier entgegengesetzter Kräfte ausgesetzt sein würde.

Was wird dann daraus erfolgen? Wird der Blattanfang sich dennoch als Blatt weiter bilden, während daneben Rhizoïde und Rhizome entstehen? oder wird die Natur des Blattanfangs sich verändern, so daß schließlich etwas anderes entsteht, als zuvor geplant war?

Selbstverständlich können nur Versuche auf diese Fragen Antwort geben, und solche habe ich unternommen, weil, wenn sich in jener Weise die Natur eines Blattanfangs umändern ließe, daraus auf einen großen Einfluß der basipetalen Impulsion auch auf dem schon angelegten Blattanfange zu schließen wäre.

Die Versuchsanstellung war möglichst einfach: die Kulturen, welche ich von *Caulerpa* in verschiedenen Bassins, unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen in den Räumen der Zoologischen Station angestellt hatte, wurden täglich nachgesehen; wenn irgend ein Blatt dieser, meistens kräftig wachsenden, Pflanzen einen kleineren oder größeren Blattanfang zeigte (und diese Anfänge waren sogar schon als solche zu erkennen, als sie nur ganz winzige Auswüchse bildeten von nur etwa $^1/_4$ mm Größe), so wurde es, etwa $^1/_2$ bis 2 mm unter diesem Auswuchse mit der Schere durchschnitten[1]), das ganze Blatt in natürlicher Größe genau gezeichnet,

1) Es wurde wiederholt beschrieben, z. B. auch in meinen beiden zitierten Abhandlungen, daß eine Wunde bei *Caulerpa* alsbald vorläufig geschlossen wird durch Koagulierung des austretenden Plasmas. Ich habe mich diesmal überzeugen können, daß dieser Verschluß sofort ein sehr vollkommener ist. Denn, als ich Blätter mit der Schere unter Meereswasser abschnitt, und sie eine Minute später in süßes Wasser übertrug,

und öfters außerdem der junge Blattanfang bei etwa 4-maliger Vergrößerung, beide mit Hilfe eines Zeichenprimas; dann wurde es in Cuvetten gebracht, durch welche, in üblicher Weise, ein schwacher Strom Meereswasser geführt wurde.

Die Versuchsblätter wurden dann fast jeden Tag aufs neue beobachtet, beschrieben und gemessen und, wenn deutliche Veränderungen sich vorfanden, wieder gezeichnet, bis ein charakteristischer Erfolg erzielt war. Die meisten Blätter wurden dann in Alkohol aufgehoben, um eventuelle Nachuntersuchung zu ermöglichen. Es konnten in der Weise 45 Versuche angestellt werden.

Obwohl mir nicht immer sehr starke Pflanzen zu Gebote standen[1]), wuchsen die Versuchsobjekte doch sehr befriedigend, und öfters selbst ganz rasch und kräftig, wie u. a. aus einzelnen der unten angegebenen Zahlen zu ersehen sein wird.

Die kontrastierenden Tendenzen, welche in den Versuchen auf den jungen Blattanfang wirkten, könnten, theoretisch betrachtet, verschiedene Effekte erzielen:

Der Blattanfang könnte nämlich:

1. sein Wachstum gänzlich einstellen,
2. als Blatt weiterwachsen,
3. Rhizoïde bilden,
4. Rhizome entstehen lassen.

Im dritten und vierten Falle könnte außerdem der Blattanfang weiter auswachsen, während im vierten Falle neben dem Rhizom auch Rhizoïde auftreten könnten.

---

blieb der Verschluß fast immer ein vollkommner, d. h. es trat kein Plasma aufs neue heraus; meistens bildete sich bald nachher auf dem Blatte plötzlich eine etwa kugelige Blase, wie ich solche in meiner ersten Abhandlung (S. 272) beschrieb. Da eine solche Blase, wie dort gezeigt wurde, durch lokale Zerreißung einer Anzahl der Zellulosebalken entsteht, beweisen diese Beobachtungen, daß die durch das Hineinbringen in Süßwasser gesteigerte Turgorkraft kräftig genug war, um die Balken stellenweise zum Zerreißen zu bringen (was unter normalen Verhältnissen nie stattfindet), doch daß er den selbst in einer Minute gebildeten vorläufigen Verschluß nicht zerbrechen konnte.

1) Auch dieses Mal habe ich mich überzeugen können, daß *Caulerpa* in der Umgebung von Neapel ihr erneutes, kräftiges Wachstum erst Mitte August wieder aufnimmt; selbst waren, wohl wegen der starken Bewegung des Meereswassers im Frühjahr 1909, die Pflanzen jetzt im Vergleich zu denen, mit welchen ich 1904 experimentierte, zurück. Für die in diesen beiden Jahren ausgeführten Versuche sind kräftige Pflanzen unbedingt notwendig; eine Wiederholung jener Versuche in anderen Monaten als August, September und vielleicht Oktober würde daher wahrscheinlich nicht zu ähnlichen Resultaten führen. Hierbei ist auch zu vergleichen, was ich in meiner zweiten Arbeit (S. 428) über die Neubildung von Rhizoïden angeführt habe.

Schließlich könnten die abgeschnittenen Blätter in allen diesen Fällen am Wundrande, also unabhängig vom Blattanfange, Rhizoïde und Rhizome, und auf der Blattspreite neue Prolifikationen bilden, wie solches bei kräftigen abgelösten Spreiten üblich, und u. a. von mir in meiner zweiten Arbeit eingehend beschrieben worden ist.

Fast alle hier als möglich in Aussicht gestellten Fälle kamen bei meinen Versuchen vor, obwohl bei weitem nicht alle gleich häufig; daher werde ich bei deren Beschreibung die oben angedeutete Einteilung folgen, und außerdem bei den ersten drei Fällen noch unterscheiden, ob die Blätter, abgesehen von den sonstigen Veränderungen des Blattanfanges, noch Blätter oder Rhizome bildeten oder nicht.

Wir wollen die Versuchsergebnisse jetzt einer zusammenfassenden Beschreibung unterwerfen:

Erster Fall.

Der Blattanfang stellt sein Wachstum gänzlich ein.

a) Rhizome oder Blätter werden nicht gebildet.

Ein Blättchen von etwa 30 mm Länge (Versuchsnummer 39) und ein eine Prolifikation tragendes, Blättchen von einer Gesamtlänge von etwa 50 mm (Nr. 38) waren abgeschnitten, beide etwa 1 mm unter einem Blattanfange von $^1/_4$ mm Länge; es waren somit ganz niedrige Kegelchen.

Beim weiteren Kultivieren zeigten die Blätter gar keine Veränderung, selbst nicht nach 16, resp. 20 Tagen.

Da abgeschnittene *Caulerpa*-Blätter in dieser Jahreszeit sich nur sehr selten in der Weise betragen, wie es mir aus zahlreichen früheren Versuchen, auch mit solchen kleinen Blättern, bekannt ist, und wie wir auch unten zu bemerken Gelegenheit haben werden, so müssen hier spezielle ungünstige Umstände mitgewirkt haben, so daß diese beiden Versuchsblätter kaum als solche mitzuzählen sind.

Es soll jedoch hervorgehoben werden, daß beide Blätter Rhizoïde bildeten, obwohl verhältnismäßig spät, und zw. erst nach 10, resp. 13 Tagen, während sie sonst sehr oft schon nach 24 Stunden sichtbar sind. Diese Rhizoïde haben hier, sowie in allen weiteren Versuchen, nur eine nebensächliche Bedeutung, so daß sie nicht besondere Erwähnung finden werden. Dennoch möchte ich als Besonderheit hervorheben, daß sie hier, und auch in manchen anderen der unten zu beschreibender Blätter, in ziemlich großer Entfernung von der Wunde vorkamen, so daß somit ihre Ansatzstelle bisweilen

weit nach der Blattspitze hin verschoben war, und einige Male die Spitze selbst fast erreichte.

Auch dieses meine ich als eine unwesentliche Nebenerscheinung betrachten zu dürfen, und zwar aus folgendem Grunde:

Die abgeschnittenen Blätter wurden zur weiteren Kultur in größeren oder kleineren Cuvetten, durch welche ein konstanter, ziemlich schwacher Strom Meereswasser ging, übergebracht. Die Cuvetten standen ganz nahe vor einem West-Fenster, so daß die Pflanzen von etwa ein Uhr nachmittags an von der Sonne bestrahlt wurden. Die Blätter befanden sich dabei ganz wohl, doch noch viel besser wuchsen einige *Diatomeen*- und *Ectocarpus*-Arten, welche sich so stark vermehrten, daß fast jeden zweiten Tag die Versuchsblätter unter Wasser abgepinselt werden mußten, damit sie durch die sie bedeckende Schicht nicht Schaden erlitten. Zumal an den Rhizoïden entwickelten sie sich sehr kräftig, und hüllten alle die Zweige ein. Wenn nun bei der kräftigen Beleuchtung auch diese Diatomeen usw. assimilierten, sammelte sich der freiwerdende Sauerstoff in großen Blasen, zumal zwischen den Rhizoïden an, die Versuchsblätter stiegen demzufolge im Wasser empor und schwebten dort in verschiedener Stellung, öfters mit den Blattspitzen nach unten, anstatt in normaler Stellung auf dem Boden des Gefäßes zu verweilen. Durch diesen Umstand befanden sich diese Blätter somit in denselben Verhältnissen wie die bei den Versuchen, welche in meiner zweiten Abhandlung (1906) auf S. 407 ff. beschrieben wurden. Es kann daher kein Wunder nehmen, daß auch jetzt ein ähnliches Resultat sich zeigte: d. h. daß die Rhizoïde nicht, oder nicht ausschließlich, dicht an der Wunde auftraten, sondern auch weiter, bisweilen auch viel weiter nach der Spitze hin sich vorfanden.

Ich habe diese Abweichung hier beschrieben, da sie sich bei verschiedenen Versuchsblättern zeigte, doch auch diese ist, ebensowenig wie die Bildung von Rhizoïden an der Wunde selber, von keiner Bedeutung für unsere weiteren Versuche.

Wenn man somit von jenen Rhizoïden absieht, zeigten die beiden erwähnten Versuchsblätter auch nach vielen Tagen keine Veränderung, und, wie gesagt, werden hier wohl besondere ungünstige Umstände daran Schuld gewesen sein.

b) (Vergl. Fig. 6, Taf. I.) Bei vier anderen Blättern blieb zwar auch jede Weiterentwicklung der Blattanfänge aus, doch zeigte

die Organbildung an oder bei der basalen Wunde, daß abnormale Nahrungsverhältnisse hier nicht vorlagen.

Drei jener Blätter waren nicht ganz kräftig; sie hatten Blattanfänge von nur $^1/_4$ bis $^1/_3$ mm. Zwei dieser bildeten nur eine kleine Prolifikation, welche über dem Blattanfang inseriert war (Nr. 36, 37), das dritte verhielt sich mehr dem allgemeinen Typus entsprechend und ließ außerhalb solcher Prolifikation noch ein kurzes Rhizom an der Blattwunde entsprießen (Nr. 21). Von irgendwelchem direkten Einfluß des ursprünglichen Blattanfangs war nichts zu spüren; höchstens könnte man diesen in dem Umstand, daß die Prolifikation bei dem einen (Nr. 37) ganz nahe über diesem Anfang entstanden war und sie dadurch auch der basalen Wunde viel näher trat als sonst üblich ist, suchen.

Beim vierten der erwähnten Blätter (Nr. 44), entstanden Rhizoïde und Rhizome; es ist in Fig. 6, Taf. I, abgebildet, nach 13-tägiger Kultur. Letztere bildeten sich zwar in einiger Entfernung von der Wunde, doch weil dieses Blatt am Stiele abgeschnitten werden mußte (weil sich auch dort der Blattanfang vorfand), entstanden auch die Rhizome etwas weiter hinauf, in dem dreieckigen unteren Teil des Blattes, wie es unter solchen Umständen üblich ist (vergl. meine Abhandlung II, S. 421). Nur einzelne, und zwar die schwächeren Rhizoïde bildeten sich an der Wunde, die stärksten dagegen entsprangen alle aus einer demzufolge etwas erhabenen Stelle, welche unmittelbar unter dem Blattanfange gelegen war. Dieses Verhalten, welches wir auch später öfters antreffen werden, muß unbedingt als die Folge eines von jenem Anfange ausgehenden Einflusses betrachtet werden.

Schon sofort nach dem Abschneiden des Blattes zeigte es sich, daß die äußerste Spitze des Blattanfanges gelb, und somit abgestorben war, wie es die Schraffierung in Figur 6 zeigt. Solches trat, trotz vorsichtiger Behandlung, verschiedene Male bei meinen Versuchen ein. Es scheint aber, daß dieses auf das weitere Schicksal des Blattanfanges keinen Einfluß ausübt. Zugleich mit dem hier besprochenen Blatte Nr. 44 wurden auch die fast gleichen Blätter Nr. 42 und 43 abgeschnitten, und bei allen drei war dann die Spitze des Blattanfanges abgestorben. Es entwickelten sich diese Anfänge in verschiedener Weise weiter: Nr. 43 ist in Fig. 13, Taf. I abgebildet beim Anfang des Versuchs und nach 4-tägiger Kultur, Nr. 42 verhielt sich, bis auf die erwähnte abgestorbene Spitze. fast identisch mit Nr. 46, dessen Schicksal durch Fig. 20*a*–*d* (Taf. II)

angegeben wird. Zwischen Nr. 43 und 44 (Fig. 13 und 6) besteht auch eigentlich nur der eine Unterschied, daß das starke Rhizoïdbündel, welches sich bei Nr. 44 unter dem Blattanfang entwickelte, bei Nr. 43 auf der Unterseite des Blattanfanges auftrat, und zwar wohl nur weil unter diesem Anfange kein Platz dazu mehr übrig blieb.

Zweiter Fall. Der Blattanfang wächst als Blatt weiter.

a) (Vgl. Fig. 7, Taf. I). Das einzige Blatt (Nr. 45), welches unter diesen Fall zu bringen ist, und bei welchem keine Organneubildung (ausgenommen wieder Rhizoïde) auftrat, war nur klein; es bestand aus dem oberen Teil eines verkehrt-herzförmigen Blättchens, nur 10 mm lang, welches eine Prolifikation von 22 mm Länge trug. Es zeigte beim Abschneiden einen ganz weißen, fast zylindrischen Anfang, $2^1/_2$ mm lang und etwa $^2/_3$ mm breit, welcher durch die, zwar schwache, Abplattung bei der Spitze sich schon als junges Blättchen kennzeichnete. Dieses und die Prolifikation waren zu verschiedenen Seiten der Mittellinie eingepflanzt (Fig. 7, Taf. I).

Die einzige Veränderung, welche der Blattanfang während 17-tägiger Kultur erfuhr, war sein Wachstum auf $4^1/_2 \times 2$ mm. Diese geringe Vergrößerung, sowie der Umstand, daß alle Rhizoïde unter der Anheftungsstelle der Prolifikation auftraten, wird, in Anknüpfung an meine früheren Versuche (vgl. Abh. II, S. 416—419), durch den Verlauf der Protoplasmaströme, welche in dieser Figur in der üblichen Weise beigezeichnet wurden, erklärt: sie zeigen, daß die basipetale Impulsion, von der Prolifikation ausgehend, ihren Einfluß zwar auf die gerade unter ihr gelegene Stelle ausübt, und dadurch die Lokalisation der Rhizoïde bedingt, doch sich nicht so weit seitlich ausdehnt, daß auch das kleine Blättchen ihre Einwirkung empfinden könne.

b) (Vgl. Fig. 8, Taf. I). Ein Auswachsen des jungen Blättchens und das nebenbei Entstehen neuer Organe am abgeschnittenen Blatte, zeigte sich bei sechs der Versuchspflanzen.

Bei einer derselben (Nr. 23) wuchs der zylindrische, $3^1/_2$ mm lange Blattanfang, seitlich zu einem Blättchen, bis zu einer Größe von 13×4 mm, aus, weil seine äußerste Spitze beim Anfang des Versuchs lädiert worden war; gleich unter der Ansatzstelle dieses Blattanfanges, am Wundrande, bildete sich das kräftigste Rhizoïd. Ein zweites Blättchen (schließlich $16 \times 4^1/_2$ mm groß) wuchs

nachher aus dem Versuchsblatte selber heraus; es stand etwa gleich hoch wie der ursprüngliche Blattanfang. In den 26 Tagen, welche der Versuch dauerte, trat Rhizombildung nicht ein.

Die übrigen fünf Blätter (Nr. 17, 26, 27, 30, 33) dieser Abteilung zeigten unter sich prinzipiell vollkommene Übereinstimmung: das ursprünglich kleine Blättchen wuchs etwas weiter, blieb jedoch immer verhältnismäßig klein, während hart am Wundrande ein Rhizom entstand, welches dann, wie gewöhnlich, Blätter und Rhizoïde trieb; Fig. 8 *a*, *b*, gibt ein Beispiel jener Veränderungen (Versuchsblatt Nr. 27); zwischen Fig. *a* und *b* liegt eine Frist von 21 Tagen.

An einem der Blätter (Nr. 33) bildeten sich selbst drei kräftige Rhizome aus; jenes war aber sehr kräftig und trug zwei große Prolifikationen. Daß gerade unter der Anheftung der unteren dieser beiden die drei Rhizome entsprossen waren, wird wohl kein Zufall sein, doch wird es durch die Richtung der basipetalen Impulsion, soweit sie von jener Prolifikation veranlaßt wurde, zu erklären sein (vergl. auch oben S. 86).

Bei Nr. 17 zeigte sich auf dem Blattstiele des kleinen Blattanfanges nach drei Tagen ein winziger weißer Fleck, als wollte sich dort ein Rhizom bilden; später verschwand der Fleck wieder, obwohl nur ganz allmählich.

Abgeschnittene Blätter, welche keinen Blattanfang aufweisen, bilden fast ohne Ausnahme ein oder mehrere Rhizome und Prolifikationen, wie es in meiner vorigen Arbeit (II) näher beschrieben wurde. Der Unterschied zwischen solchen und dem oben erwähnten Versuchsblatte Nr. 23 besteht somit darin, daß an letzterem das neue (zweite) Blättchen ganz nahe am Wundrande entstand, während sonst die Prolifikationen einer viel mehr nach der Spitze hin gelegenen Stelle entspringen.

Was die Art der Organbildung betrifft, so reiht auch das Blatt Nr. 23 sich dem gewöhnlichen Typus an, doch nicht was die Stelle der Blattbildung angeht; es hatte hier somit eine Verschiebung der Ursprungsstelle dieser Prolifikation nach unten hin stattgefunden. Als Ursache dieser Verschiebung darf das Vorhandensein und das Wachstum des Blattanfanges nahe an der Wunde angesehen werden, ein Einfluß, welchen wir auch weiter unten noch mehrmals zu erkennen Gelegenheit haben werden.

Bei den übrigen fünf Blättern kam dieser Einfluß nicht zum Ausdruck, weil sie Rhizome bildeten und diese, hier wie sonst, dicht bei der basalen Wunde auftraten.

Dritter Fall. Der Blattanfang bildet Rhizoïde.

Obwohl das Betragen aller hierher gehörigen Versuchsblätter darin übereinstimmte, daß der Blattanfang Rhizoïde bildete, so mag es bei der Beschreibung praktisch sein, hier zwei Fälle zu unterscheiden (obwohl diese vielleicht nur graduell verschieden sind), und zwar je nachdem das Blättchen Rhizoïde als Nebenorgane bildet, oder ob der ganze Blattanfang zu Rhizoïden oder zu einem Rhizoïdbündel auswächst.

A) Das Blättchen läßt Rhizoïde entstehen.

Auch hier wollen wir wieder einen Unterschied machen zwischen den Versuchsblättern, welche außerhalb der Veränderungen am Blattanfange noch Organe am Wundrande bilden, und denen, wo solche Organbildung ausblieb.

a) (Vgl. Fig. 9, 10, Taf. I). Bei drei der Versuchsblätter geschah letzteres (Nr. 1, 8, 29); an den beiden erstgenannten (welche wenig stark waren) war der Blattanfang ganz klein, $1^3/_4$ resp. $^1/_4$ mm, und es zeigte sich, daß nach 14 Tagen aus den Anfängen, welche nicht weiter gewachsen waren, einzelne Rhizoïde hervorgesproßt waren; Fig. 9 gibt als Beispiel solches für Versuchsblatt Nr. 1, an.

Das dritte Blatt jedoch, viel größer als die beiden ersten, trug einen Anfang von 12 mm Länge, welcher, durch die Verbreiterung und Abplattung an der oberen Hälfte, einen ausgesprochenen Blatt-Charakter zeigte. Neun Tage später war es 23×7 mm groß, trug eine junge Prolifikation (welche später weiter wuchs und dann nochmals proliferierte), ließ außerdem vier kräftige Rhizoïde entstehen, welche etwa aus der Mitte der Blattfläche hervortraten, um wieder vier Tage später nochmals zehn andere Rhizoïde, nahe am Blattrande und an der Spitze, zu bilden; Fig. 10 *a* und *b* zeigen den unteren Teil des Versuchsblattes (welches im ganzen etwa 110 mm lang war) beim Anfang des Versuchs und 17 Tage später.

Gerade unter der Anheftungsstelle des ursprünglichen jungen Blattes waren zwei kräftige Rhizoïdbündel angewachsen, ähnlich somit wie in unserer Fig. 6 (vgl. S. 85); ein drittes schwächeres stand an der gegenüberliegenden Seite, doch an der Wunde selbst kamen Rhizoïde nicht vor. Der Blattanfang hatte somit auch hier seinen Einfluß auf den Ort der vorwiegenden Rhizoïdbildung ausgeübt.

b) (Vgl. Fig. 11, 12, 13, Taf. I). Der junge Blattanfang bildete bei vier der Versuchsblätter Rhizoïde, während das ihn tragende Blatt Organe, hier stets Rhizome, hervorsprießen ließ. Jene Blätter hatten die Versuchsnummern 2, 12, 24, 43.

Nur eins der Blattanfänge wuchs zuerst zu einem Blättchen aus (Nr. 24), bildete dann zwei Rhizoïde, um nachher zu proliferieren, während zu gleicher Zeit in der Nähe ein Rhizom mit Rhizoïden auswuchs (vgl. Fig. 11 *a*, *b*, *c*); der Blattanfang war schon ziemlich groß (7 × 2 mm), als das Blatt abgeschnitten wurde, und damit hing es wohl zusammen, daß es seine Blattnatur auch nach dem Abschneiden vollständig behielt, so daß es schließlich 20 × 8 mm groß war, und dann zu proliferieren anfing. Die Bildung von Rhizoïden an nicht üblicher Stelle wird aber wohl auf die Wirkung von durch das Abschneiden hervorgerufenen inneren Kräften zurückzuführen sein.

Bei den drei übrigen Versuchen war der Blattanfang klein (1 1/3 mm, Nr. 43) oder ganz klein (1/4 mm, Nr. 2, 12). Bei diesen beiden letzteren entsprangen dem kleinen Kegelchen zwei Rhizoïde, beide n e b e n dem Gipfel inseriert, obwohl dieser unversehrt war; es war somit deutlich, daß der Blattanfang nicht einfach als Rhizoïd weiterwuchs (vgl. Fig. 12 *a*, Tafel I), wie solches der Fall war bei den unten (unter III B b) zu erwähnenden Blättern; Fig. 12 *b* zeigt den unteren Teil desselben Blattes von der Fläche gesehen, beide 12 Tage nach dem Abschneiden des Blattes.

Beim Versuchsblatt Nr. 43 stand der Blattanfang gerade an der Wunde; die Spitze war abgestorben, und so kamen die Rhizoïde seitlich zum Vorschein, wie es Fig. 13 *b*, Taf. I, 4 Tage nach Anfang des Versuchs gezeichnet, zeigt. Beim Abschließen des Versuchs, nach 10 Tagen, hatten sich zwei kräftige Rhizome (6 und 19 mm lang) in der Nähe des Blattanfanges gebildet, an den Stellen in Fig. 13 *a* mit R_1 und R_2 angedeutet.

B) D e r B l a t t a n f a n g w ä c h s t z u R h i z o ï d e n a u s.

Bei allen den hierhergehörigen fünf Versuchsblättern fand Organbildung nahe an der Wunde statt, so daß hier nur der Fall b zu erwähnen ist (vgl. Fig. 14, 15, Taf. I).

Bei vier der fünf Blätter (Nr. 11, 48, 50, 51) waren die Resultate fast ganz identisch; sie werden durch die Fig. 14 *a*, *b* und *c* illustriert. Der Blattanfang war bei diesen stets klein, von 1/4 bis 1 mm, und dieser wuchs sehr bald nach dem Abtrennen des Blattes von der Pflanze in Rhizoïde aus; Fig. 14 *b* zeigt, wie

bei Nr. 11, 2 Tage schon nach dem Abschneiden, an dem vergrößerten Kegelchen vier kleine Rhizoïde entstanden waren, von welchen drei ganz nahe an der Spitze saßen; 16 Tage später hatte sich aus dem Blattanfang ein sehr kräftiges Rhizoïdbündel entwickelt, wie es Fig. 14*c* zeigt. Viele andere Rhizoïde waren außerdem dicht am Wundrande zum Vorschein gekommen, während weiter hinauf zwei kurze Rhizome (welche nicht gezeichnet sind), jedes mit einem jungen Blättchen, sich entwickelt hatten.

Von den drei übrigen Versuchsblättern zeigte nur eines (Nr. 51) spärliche Rhizoïde am Wundrande, während solche bei den beiden übrigen (Nr. 48, 50) gänzlich fehlten. Außerdem hatte jedes dieser Blätter ein oder zwei kurze Rhizome gebildet.

Beim fünften der hierher gehörigen Blätter, Nr. 47 (vgl. Fig. 15*a*, *b*, *c*, Taf. I), war auch aus dem winzigen Blattanfange schon nach drei Tagen ein ganz kräftiges Rhizoïdbündel entstanden (Fig. 15*b*) und bildete sich nachher außerdem ein Rhizom aus, welches genau hinter dem Bündel stand (Fig. 15*c*), ein Verhalten, welches übrigens mehrmals vorkommt, und auch schon in meiner vorigen Abhandlung (II) besprochen wurde.

Bei den fünf Blättern kam somit die Blattnatur des winzigen Organanfanges gar nicht zum Vorschein, weil dieser sich gänzlich in Rhizoïde auflöste.

Vierter Fall. Der Blattanfang bildet Rhizome.

Ein verschiedenes Verhalten des Blattanfanges trat auch hier beim Weiterwachsen auf, je nachdem der Anfang seitlich ein Rhizom entsprießen ließ, oder die Blattspitze selber als Rhizomspitze weiterwuchs. Zwecks einer besseren Übersicht werden auch hier diese Fälle gesondert besprochen werden.

Bei den vorher erwähnten Blättern, welche zu den drei ersten Fällen gerechnet wurden, ist außerdem ein Unterschied gemacht worden, je nachdem die Versuchsblätter am Wundrande noch andere Organe bildeten (außer denen, welche dem Blattanfange entsproßten) oder nicht. Es handelte sich dabei, wie wir sahen, speziell um die Rhizome, weil nur diese die Ausbildung eines vollständigen Individuums einleiten.

Da nun in diesem vierten Falle der Blattanfang selber schon ein Rhizom bildet, ist es weiter von untergeordneter Bedeutung, ob nebenbei das Versuchsblatt auch an anderer Stelle noch ein Rhizom bildet. In den vorhergehenden Fällen wurde auf dieses

verschiedene Verhalten eine Einteilung der Versuchsblätter basiert, welche hier somit unterbleiben kann.

A. Am Blattanfange entsteht das Rhizom seitlich (vgl. Fig. 16, 17, 18, Taf. I; Fig. 19, 20, 21, Taf. II).

Bei den 17 hierher zu zählenden Blättern handelt es sich um die Versuchsnummern: 3, 4, 9, 10, 18, 20, 22, 31, 42, 46, 53, 54, 55; 19, 25, 28 und 32 (nur bei letzteren vier bildete auch noch ein Rhizom oder eine Prolifikation sich an oder bei der basalen Wunde aus).

Der Blattanfang war in diesen Fällen beim Abschneiden des ihn tragenden Blattes, oft schon nicht mehr ganz klein, so daß er durch seine Form mehr oder weniger deutlich seine Blattnatur kund gab. Die Länge der Blattanfänge wechselte zwischen 2 und 8 mm. Wahrscheinlich dementsprechend zeigte der Blattanfang auch noch bei verschiedenen Blättern ein deutliches Wachstum: nur sechs behielten dieselbe Größe, acht wurden 1—2½ mal größer, und drei wuchsen noch mehr aus, bis zum 3—5 fachen der ursprünglichen Länge. Das größte Blättchen erreichte schließlich jedoch nur eine Länge von 29 mm, was allerdings sehr gering ist im Vergleich zu den normalen Blättern und Prolifikationen, welche vielfach über 100 mm lang werden.

Obwohl das Abschneiden des Blattes die Entwicklung des jungen Blattanfanges somit nicht stets verhinderte, so wurde sein Wachstum dadurch doch sehr beeinträchtigt. Eine Beziehung zwischen dem Wachstum des Blattanfanges und der Ausbildung anderer Organe aus diesem ließ sich nicht feststellen.

Was das Schicksal des Blattanfanges betrifft, so ist es nicht leicht, wegen der sehr großen Formenverschiedenheiten welche sich bei seiner Weiterentwicklung zeigten, eine zusammenfassende Beschreibung von allen hierher gehörenden Fällen zu geben. Dennoch mußte ich mich dazu entschließen, weil eine Beschreibung jedes einzelnen Falles ohne zahlreiche Abbildungen kaum ein klares Bild verschaffen würde, und außerdem viele Einzelheiten enthalten müßte, welche doch für die allgemeinen Schlußfolgerungen ohne Bedeutung wären.

Die Versuchsblätter zeigten vorerst einen Unterschied, je nachdem der Blattanfang nur ein Rhizom, oder außerdem noch Rhizoïde bildete. Ersteres kam bei 6, letzteres bei 11 Blättern vor.

Wir wollen zuerst die einfacheren Fälle besprechen, in welchen nur ein Rhizom aus dem Blattanfange hervortrat (Nr. 4, 18, 19, 32, 54, 55).

Bei den Versuchen Nr. 4 und 32 entwickelte sich das neugebildete Rhizom nur sehr spärlich: es kam nicht weiter als zur Anlage eines kleinen Hügelchens von noch nicht einmal 1 mm Höhe. Mangelhafte Ernährung des Blattanfanges war daran Schuld: bei Nr. 4 war das Versuchsblatt überhaupt klein, nur etwa 30 mm lang und außerdem starb ein bei der Spitze gelegenes Stück davon während des Versuches ab. Bei Nr. 32 fand etwa dasselbe statt wie bei dem früher auf S. 86 beschriebenen und in Fig. 7, Taf. I abgebildeten Versuchsblatt Nr. 45, weil die Blattform sowie die Stellung des Blattanfanges dem bei letzteren ähnlich waren, nur waren bei Nr. 32 die Prolifikationen viel größer und kräftiger. Auch hier gingen daher die aus dem Prolifikationsstiel heraustretenden Protoplasmaströme gerade hinunter, bis sie auf die Wunde stießen, wo sie eine üppige Entwicklung von Rhizoïden hervorriefen, doch traten sie kaum in Verbindung mit dem Blattanfange, welcher daher nur sehr dürftig versorgt wurde. Daß das Versuchsblatt kräftig genug war, läßt sich schließen aus der Entwickelung zweier kräftiger Rhizome auf der Prolifikation, von denen einer ganz unten, nahe am Stiele, der zweite etwas höher hinauf inseriert war.

Daß jene Hügelchen, trotz des Mangels an deutlichen morphologischen Charakteren, in beiden Fällen als junge Rhizome zu betrachten sind, leite ich aus dem Umstande ab, daß sie viel zu breit waren, um Rhizoïde sein zu können, und daß in anderen Versuchen an Blattanfängen in ganz ähnlicher Weise stets Rhizome und nie Blätter entstanden.

In Versuch Nr. 19 (Fig. 18, Taf. I) wuchs der anfangs 6 mm lange und fast zylindrische Blattanfang in 7 Tagen zu einem Blatte von 29 mm lang und 7 mm breit aus und fing dann an, am Stiele desselben ein Rhizom zu bilden, welches nur etwa 10 mm lang wurde und ein einzelnes Rhizoïd bildete. Ein zweites, ebenfalls nicht sehr kräftiges Rhizom entstand auf dem Tragblatte, dicht über der Verwundung.

Bei Nr. 54 wurde der Blattanfang schließlich nur $6^1/_2$ mm groß und bildete zwei kurze, ziemlich dicke Rhizome, welche keine Nebenorgane bildeten.

Der Fall von Blatt Nr. 55 zeigte insoweit eine Komplikation, als die ursprüngliche Spitze des Auswuchses abgestorben war und

sich, anstatt dieses, zwei neue gebildet hatten, bevor das Versuchsblatt abgeschnitten wurde. Beide Spitzen wuchsen zu Blättchen aus, die schließlich 6 × 2 mm, resp. 26 × 9 mm groß waren; das kleinere trieb jedoch dann ein kurzes, mit einem Rhizoïde versehenes Rhizom nahe der Spitze.

Während es in diesen fünf Fällen somit nicht zur Bildung eines kräftigen Rhizomes kam, so war solches sehr entschieden der Fall beim letzten Blatte, Nr. 18. Der Blattanfang war zuerst nur 2 mm lang und zylindrisch; er veränderte nachher weder Form noch Dimension; doch schon nach 3 Tagen war an seiner Basis der Anfang eines Rhizomes sichtbar, welches dann in 13 Tagen zu einem kräftigen Organe auswuchs, mit verschiedenen starken Rhizoïden und außerdem einem jungen Blättchen. Wenn man von Details in der Form zumal des Blattanfanges absieht, so kann Fig. 21 *c*, Taf. II, sehr wohl auch diesen Fall illustrieren (nur mit Ausnahme natürlich jener Rhizoïde, ϱ, welche dort am Blattanfange α vorkommen und hier, wie anfangs gesagt, fehlen).

Der prinzipielle Unterschied zwischen den 11 Versuchsblättern, welche jetzt beschrieben werden sollen, und den 6 soeben erwähnten besteht, wie oben hervorgehoben, somit darin, daß erstere nicht nur ein Rhizom, sondern auch Rhizoïde bildeten.

Es soll jedoch beachtet werden, daß mit diesen Rhizoïden nur jene gemeint sind, welche am Blattanfange sich bilden, und zwar von diesen nur jene, welche entweder gleich hoch, oder höher als das Rhizom inseriert sind. Stehen sie dagegen an der Basis des Blattanfanges, so können sie außer Betracht bleiben, da man dann höchstwahrscheinlich mit Rhizoiden zu tun hat, welche sich am Wundrande gebildet haben würden, jedoch, aus dazukommenden Ursachen, etwas verschoben sind. Später (S. 105) wird noch auf diesen Vorgang zurückgekommen werden.

Bei 3 jener 11 Versuchsblätter (Nr. 9, $20\alpha_1$ [1]), 22) trat das Rhizom in gleicher Höhe auf wie die Rhizoïde, und dann stets den letzteren gegenüber; Nr. 9 ist abgebildet in Fig. 17, Taf. I, Nr. $20\alpha_1$ in Fig. 19 *b*—*d*, Taf. II. Es erinnert solches Verhalten nicht nur an den in Fig. 15, Taf. I, abgebildeten Fall, in welchem ein Rhizom sich hinter dem zum Rhizoïdbündel ausgewachsenen Blattanfange ausbildete, sondern auch an einige ähnliche in meiner

1) Versuchsblatt Nr. 20 trug beim Abschneiden zwei Blattanfänge, welche hier als Nr. $20\alpha_1$ und Nr. $20\alpha_2$ unterschieden werden.

zweiten Arbeit erwähnte (a. a. O., S. 429, 431, 439) und abgebildete (a. a. O., Taf. IX, Fig. 4*b*, 7*b*; Taf. XI, Fig. 25 *a*) Erscheinungen, so daß es sich hier um ein neues Beispiel eines bekannten Vorganges handelt.

Bei Nr. 22 blieben die neugebildeten Organe nur ziemlich klein, bei Nr. $20a_1$ waren Rhizom und Rhizoïde kräftiger, bei Nr. 9 bildete sich jedoch ein ganz kräftiges Rhizom aus, welches nachher ein Blatt hervorgehen ließ, welches schließlich (3 Tage nach dem in Fig. 17*c* abgebildeten Stadium) 29 mm lang und 12 mm breit war.

Bei der Mehrzahl der hierher zu rechnenden Blätter trat das Rhizom jedoch unter den Rhizoïden auf, welche letztere an oder nahe der Spitze des Blattanfanges sich gebildet hatten. Meistens entstanden die Rhizoïde auch früher als das Rhizom, wie solches z. B. aus der Vergleichung der Fig. 19*f* und *g*, Taf. II, hervorgeht.

Morphologisch zeigen die hierher gehörigen neun Blätter (Nr. 3, 10, $20a_2$, 25, 28, 31, 42, 46, 53) viele Verschiedenheiten, welche jedoch alle in den Hauptzügen durch die Figuren 16, 19*e*—*g*, 20 u. 21 vergegenwärtigt werden, obwohl diese gerade die Fälle wiedergeben, in welchen sich die kräftigsten Rhizome ausbildeten.

Bei Nr. 10 (Fig. 16, Taf. I) war der Blattanfang beim Abschneiden des ihn tragenden Blattes etwa 3 mm lang, zylindrisch; nach 2 Tagen hatte er die doppelte Länge erreicht und verriet dadurch, daß er an der äußersten Spitze etwas abgeflacht war, seine Blattnatur (vergl. Fig. 16 *a*). Nachher entwickelte er sich jedoch nicht weiter, ließ statt dessen zuerst unter der winzigen Blattscheibe ein Rhizoïd ϱ entstehen, während nachher weiter unten ein kräftiges Rhizom sich ausbildete; Fig. 16 *b* wurde 4 Tage nach 16 *a* gezeichnet. Noch zwei Tage später, während jenes Rhizom weiterwuchs, entstand oben (Fig. 16 *c*) ganz nahe beim Rhizoïd, eine zweite Rhizomspitze, welche dann zugleich mit dem ersteren ganz kräftig sich entwickelte, wie es aus Fig. 16 *d*, 3 Tage nach 15 *c* gezeichnet, zu ersehen ist.

In den beiden zuletzt genannten Figuren 16 *c* und *d* sieht man noch deutlich die nicht weiter ausgewachsene, ganz zur Seite gedrängte Blattscheibe des sich anfangs normal entwickelnden Blattanfanges.

Zwei kräftige Rhizoïdbündel hatten sich außerdem ausgebildet: eins unter dem Blattanfang und eins dahinter (vergl. Fig. 16 *d*).

Obwohl in allem schwächer entwickelt, so verhielt sich Versuchsblatt Nr. 3 dem soeben beschriebenen prinzipiell ähnlich. Unmittelbar unter dem kurzen (2 mm) zylindrischen Blattanfang entstanden zuerst drei Rhizoide; nachher sproßte ein Rhizom etwa aus der Mitte des Blattanfanges hervor, während etwas nachher über dem Rhizom ein Rhizoïd hervorsproßte. Das Rhizom wuchs bald kräftig aus und bildete ein Blatt nebst Rhizoiden. Auch hier wurde die noch immer lebende Spitze des Blattanfanges zur Seite geschoben, so daß sie schließlich nur ein Auswuchs des Rhizoïds oder Rhizoms zu sein schien.

Der Form nach abweichend, doch prinzipiell der Nr. 3 vollkommen ähnlich zeigte sich Nr. 28 (vergl. Fig. 21 *a*—*d*, Tafel II), obwohl sich hier kein zweites Rhizom ausbildete. Von einiger theoretischen Wichtigkeit ist der Umstand, daß die äußerste Spitze des jungen Blättchens hier gleich beim Anfang abgestorben war; wahrscheinlich wurde es beim Abschneiden des Tragblattes zufälligerweise verletzt. Daß hier dennoch die Weiterentwicklung des Blattanfanges in vollkommen ähnlicher Weise wie z. B. in Fig. 16 und wie auch in anderen hier nicht näher beschriebenen oder abgebildete Fällen stattfand, beweist wieder, daß eine Verletzung der Spitze ohne Einfluß auf das Schicksal des Blattanfanges ist.

In Fig. 21 *d*, welche den unteren Teil des Blattes am Ende des Versuches in natürlicher Größe zeigt, sieht man außerdem, daß es neben dem Rhizome, welches auf dem Blattanfange entstand, noch ein kräftiges, aber etwas kleineres Rhizom daneben, doch in etwa gleicher Entfernung vom Wundrande, gebildet hat.

Bei Nr. 31 blieb die Spitze des Blattanfanges unversehrt und vergrößerte sich in den ersten Tagen nach dem Abschneiden des Blattes von 3 × 1 mm auf 10 × 4 mm; dann bildete sich ein Rhizoïd auf diesem Blättchen, und kurz nachher entstand die Spitze eines Rhizomes an der Stelle, wo der Blattstiel in die Fläche überging, während schließlich eine Anzahl ganz in der Nähe der Spitze aus dem Blättchen hervorgingen.

Nr. 25 verhielt sich dem vorigen sehr ähnlich; bei beiden blieb das Rhizom verhältnismäßig schwach.

Die Verhältnisse, welche Nr. 20 a_2 zeigte, waren wiederum wenig verschieden; sie werden genügend von den Figuren 19 *a*, *e*—*g* erläutert. Schon vor dem Abschneiden des Blattes war die Spitze jenes Blattanfanges abgestorben und hatte sich ein neuer Blattanfang *e* gebildet; nach dem Abschneiden starb jedoch auch

diese Spitze ab, und später bildeten sich unter ihr zwei Rhizoïde aus, *f*, unter welchen dann ein neues Rhizom hervorsproß, *f* und *g*.

Die drei letzten hierher gehörigen Blätter Nr. 42, 46 und 53 zeigten ein so ähnliches Verhalten, daß sie vollständig von den auf Nr. 46 sich beziehenden Figuren 20 *a*—*d* verdeutlicht werden. Der einzige Unterschied ist, daß bei Nr. 42 und 53 die äußerste Spitze des Blättchens abgestorben war; daß das Rhizom bei Nr. 53 etwas kürzer blieb als bei 42 und 46, ist von ganz untergeordneter Bedeutung.

B. Die Spitze des Blattanfanges wächst als Rhizom weiter.

Bei drei Blättern ging die Spitze des Blattanfanges unvermittelt in eine Rhizomspitze über u. zw. bei Nr. 35, 49 und 52. Die beiden ersteren werden von den Figuren 22 und 23 Taf. II erläutert.

Bei Nr. 35 war der Blattanfang beim Beginn des Versuchs ganz klein, nur etwa $^1/_4$ mm (Fig. 22*a*) groß; 5 Tage später hatten sich kräftige Rhizoide an der basalen Blattwunde gebildet, doch erst nachher fing auch der Blattanfang zu wachsen an. 11 Tage nach dem Beginn hatte sich ein zylindrisches Organ, ein Rhizom, ausgebildet, welches dann 4 mm lang war (Fig. 22*b*); bald nachher hörte aber das Längenwachstum auf, doch bildete sich seitlich ein verkehrt herzförmiges Blättchen aus, welches 16 Tage nach dem Beginn 12 mm lang und 6 mm breit war (Fig. 22*c*). Es wuchs noch weiter, denn 4 Tage später maß es schon 18 × 5 mm und zeigte dann die Anfänge von Prolifikationen, welche nachher zu Blättchen wurden. Rhizoïde waren damals am Rhizom nicht gebildet; der Versuch mußte wegen der Abreise unterbrochen werden.

Auch bei Versuchsblatt Nr. 49 war der Blattanfang ganz klein, $^1/_4$ mm (Fig. 23*a*); 4 Tage nachher war er jedoch zu einem zylindrischen Organ von $4^1/_2$ mm Länge ausgewachsen, an dessen Basis sich ein Rhizoïd befand (Fig. 23*b*). Rhizome und Rhizoïde entwickelten sich weiter; ersteres war 5 Tage später schon etwa 15 mm lang und trug dann außerdem in kurzer Entfernung von der Spitze ein kleines Rhizoïd. Dieses Rhizom brachte es nicht zur Blattbildung, doch auch dieser Versuch mußte wegen der bevorstehenden Abreise unterbrochen werden.

Beim dritten und letzten Versuchsblatte war der Blattanfang schon beim Beginne etwas größer u. zw. $1^1/_2$ mm. Schon 2 Tage

später war er $2^1/_2$ mm lang und wieder 2 Tage später hatten sich drei kleine Rhizoïde aus seiner Basis entwickelt, in ähnlicher Weise wie es Fig. 23 *b* zeigt, während auch nahe der Spitze sich ein kleiner Auswuchs gebildet hatte, wahrscheinlich ein junges Blättchen. Dieses nahm nachher jedoch kaum mehr an Länge zu, ebensowenig wie das Rhizom; die Ursache davon war, daß in kurzer Entfernung der basalen Wunde ein größerer Abschnitt des Blattes durch unbekannte Veranlassung abstarb, so daß die Ernährung der jungen Organe mangelhaft wurde.

Resultate.

Die Versuche über Organveränderung hatten den Zweck zu untersuchen, wie kräftig die Natur eines schon angelegten Organes äußeren und inneren Einflüssen gegenüber ist. Die Organisation und Eigenschaften der benutzten Pflanze bedingten, daß in dieser Hinsicht nur junge Blätter untersucht werden konnten.

Einige wenige Versuche, in welchen die Pflanze in verkehrter Stellung weiter kultiviert wurde, wodurch der auf dem Rhizome schon vorhandene Blattanfang in anderer Richtung von den für den Ort ihres Auftretens maßgebenden Einflüssen (Licht und Schwerkraft) getroffen wurde, wurden angestellt.

Das Ergebnis, daß demungeachtet der Blattanfang sich als Blatt weiterentwickelte, würde beweisen daß die Natur des jungen Blattes stärker wirkt als die genannten äußeren Einflüsse, obwohl letztere, wenn sie in jener Weise von dem ersten Anfang der Blattanlage zu wirken angefangen hätten, ungefähr an derselben Stelle die Bildung eines Rhizoïdes würden hervorgerufen haben.

Die Natur des einmal angelegten Organes (in casu Blattes) wäre somit stärker als die äußeren Reize, welche ihn mit hervorrufen. Es waren diese Versuche jedoch nur sehr wenig zahlreich und so ist dieser Schluß weder feststehend noch erschöpfend.

Alle anderen (45) Versuche bezogen sich auf Blätter, auf denen sich Blattanfänge oder junge Blättchen entwickelt hatten, und welche dann dicht unter diesen abgeschnitten wurden.

Das allgemeine Ergebnis war zuerst, daß sich der Blattanfang nicht normal weiter entwickelte. Daß er nicht sofort und ungestört weiterwuchs, läßt sich selbstverständlich aus veränderten Nahrungsbedingungen herleiten, obwohl das nachträgliche Wachstum, in einer oder anderer Form, beweist, daß Nahrungsmangel auf

die Dauer nicht eintrat. Bei den meisten Versuchsblättern (etwa 70 %) erfuhr die ursprüngliche Veranlagung durch das Abschneiden eine Veränderung, weil der Blattanfang zum Rhizoïd oder zum Rhizom wurde.

Die vier Fälle, welche beobachtet wurden, waren in folgender Weise numerisch verteilt:

	Anzahl Versuche	Prozentsatz
I. Der Blattanfang bleibt gänzlich unverändert[1]	6	13[2]
II. Der Blattanfang wird zu einem Blatte	7	16
III. Der Blattanfang wird zum Rhizoïd	12	27
IV. Der Anfang geht in ein Rhizom über	20	44
	45	100

Es läßt sich jetzt fragen:

1. Wie kommt es, daß der Blattanfang in so vielen Fällen seine natürliche Anlage wechselt? und

2. wie kommt es, daß nicht alle Versuchsblätter sich untereinander ähnlich verhalten?

Fangen wir mit der Besprechung letzterer Frage an, so wäre es möglich, daß z. B. das Entwickelungsstadium, in welchem die ganze Pflanze sich vor dem Anfang des Versuches befand, maßgebend wäre, weil die Versuche alle vorgenommen wurden in den Monaten, wo die *Caulerpa* ihre Periode kräftigen Wachstums wieder aufnimmt und die Versuchspflanzen daher sich nicht alle in demselben Stadium befanden. Es könnte auch sein, daß die Größe des Blattanfanges beim Beginn des Versuches von Einfluß gewesen wäre, oder daß die Entfernung zwischen der Stelle des Abschneidens und der Anheftungsstelle des Blattanfanges ein wichtiges Moment bildete, letzteres zumal, weil bekannt ist, daß an einem abgeschnittenen Blatte die Rhizoïde ganz nahe an der Wunde, die Rhizome dagegen etwas höher hinauf zum Vorschein kommen.

In dieser Hinsicht ließ sich jedoch aus meinen Versuchen kein Schluß ziehen. Was den ersten Punkt betrifft, so ergab sich, daß die Fälle, in welchen Blätter, Rhizoïde oder Rhizome aus dem Blattanfange hervorgingen, sich ohne Regel über die ganze Versuchs-

[1]) Zwei dieser Blätter waren sehr schwach.

[2]) Es ist wohl selbstverständlich, daß dieser Prozentsatz nur der besseren Übersicht wegen angegeben ist und somit keine weitere Bedeutung hat.

zeit verteilten. Entweder befanden sich die Pflanzen somit alle in gleichem Entwicklungszustande, oder, wenn solches nicht der Fall war, so hatte dieses keinen wahrnehmbaren Einfluß auf die Art der Organbildung.

Ob die Länge des Blattanfanges beim Beginn des Versuchs, oder seine Entfernung zur Wunde einen Einfluß ausübten auf seine nachherige Ausbildung, läßt sich aus folgenden Zahlen ableiten:

	Gruppe:	I[1])	II	III	IV
	Anzahl Versuche:	6	7	12	20
Länge des Blattanfanges beim Beginne, in mm	Grenzen[2])	$^1/_4$—$^2/_3$	$1^1/_2$—8[3])	$^1/_4$—12[4])	$^1/_4$—9
	Mittel	$^1/_3$	$3^3/_4$	$2^5/_8$	$3^1/_2$
Distanz vom Blattanfange bis zur Wunde in mm	Grenzen[2])	$^3/_4$—$1^2/_3$	0—$2^1/_2$	0—4	0—8[5])
	Mittel	$1^1/_4$	$1^3/_4$	$1^5/_8$	$1^1/_2$

Der geringe Unterschied, welcher zwischen den Zahlen bei den verschiedenen Gruppen besteht, zeigt, daß auch die beiden zuletzt genannten Umstände keinen Anhalt lieferten zur Entscheidung der Frage, warum die Blattanfänge sich untereinander abweichend verhielten. Vielleicht würden ähnliche, aber ausgedehntere Untersuchungen, in verschiedenen Jahreszeiten angestellt, darüber dennoch Auskunft verschaffen können.

Wir wollen jetzt die oben (S. 98) zuerst erörterte Frage: wie kommt es, daß in so vielen Fällen der Blattanfang seine natürliche Anlage aufgibt, wenn das Blatt abgeschnitten wird, eingehender besprechen.

Um sich eine Vorstellung zu machen von dem, was bei obiger Organveränderung vor sich geht, wollen wir zuerst betrachten, wie überhaupt ein Blatt angelegt wird, dann untersuchen, was vor sich geht, nachdem ein Blatt abgeschnitten wurde, und schließlich, wie man sich die Veränderung eines Blattanfanges in Rhizoïd oder Rhizom denken könnte.

Der allererste Anfang eines neuen Blättchens auf Blatt oder Rhizom erkennt man an dem Auftreten eines niedrigen weißen Fleckchens, welches sich von dem dunkeln Grün der Umgebung

1) Die Bedeutung dieser Zahlen ist dieselbe wie auf S. 98.

2) Minimaler und maximaler Wert bei den zu dieser Gruppe gehörenden Versuchsblättern.

3) Nur 1 von 8 mm, alle übrigen von $1^1/_2$—$4^1/_2$ mm.

4) Nur 1 von 12 mm, 1 von 7 mm, die übrigen $^1/_4$ bis 2 mm.

5) Nur 1 von 8 mm, alle übrigen 4 und weniger.

scharf abhebt. Dieser Flecken wird hervorgerufen durch die Ansammlung einer ganz geringen Menge von Blattmeristemplasma, welches eine weißliche Farbe hat. Eine Erhebung fehlt dann noch, doch diese stellt sich bald nachher ein.

Die Erhebung kommt durch eine Ausbuchtung der Wand zustande, und nur die Turgorkraft kann die Veranlassung dazu sein. Daß jedoch gerade an jener Stelle, und gerade in dem Moment, eine Auftreibung der Wand stattfindet, muß sicherlich einer Veränderung der mechanischen Eigenschaften der Wand an jener sehr beschränkten Stelle zugeschrieben werden. Wenn man hierbei in Betracht zieht daß Noll[1]) durch seine interessanten Versuche, mittels Einlagerung von Berliner Blau in die Wände wachsender Organe, bewiesen hat, daß bei verschiedenen Siphoneen die neuen Organe angelegt werden, indem die äußeren Wandschichten durch die sich ausdehnenden inneren gesprengt werden, gelangt man zu der Vorstellung, daß die geringe Menge von Blattmeristemplasma auf die inneren Wandschichten einwirkt (chemisch, durch Enzymwirkung?) und zwar so, daß diese dehnbarer werden. An dieser weniger resistent gewordenen Stelle, und nur an dieser, wird dann die Turgorkraft eine winzige Aufblähung verursachen, bei der die innere Wandschicht gedehnt, die äußere (ältere) gesprengt wird. Nicht nur das Entstehen eines Blattes geht in dieser Weise vor sich, sondern auch das Wachstum spielt sich ähnlich ab, und daher hat Noll (a. a. O., S. 122) es mit dem Namen „Eruptionswachstum" zu charakterisieren versucht, wobei immer wieder neue Membranschichten auf der Innenseite der älteren aufgelagert werden[2]). Und, da auch Rhizoïde und Rhizome in vollkommen derselben Weise (doch an anderen Stellen) angelegt werden und auch alle diese an der Spitze wachsen, d. h. in der Gegend, wo sich das betr. Meristemplasma befindet, kann man schließen, daß bei *Caulerpa* Wachstum und Organbildung durch eine lokale Lockerung der inneren Wandschichten, welche ohne Zweifel durch Einwirkung von dem gerade dort anliegenden Meristemplasma stattfindet, eingeleitet werden.

Das Meristemplasma von Blatt, Rhizom und Rhizoïd ruft somit in unter sich ähnlicher Weise die lokale Lockerung bei der

---

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran; Abhandl. der Senckenb. Naturf. Gesellsch., 1887, Bd. XV. S. 101.

2) Dieses Wachstum, nur durch Dehnung, erklärt wohl auch die oft erstaunliche Wachstumsgeschwindigkeit, welche *Caulerpa* zeigen kann.

Anlage der betreffenden Organe hervor; ob schließlich das eine oder das andere Organ entsteht, muß damit zusammenhängen, wie sich nachher die Lockerung lokalisiert: bei der Bildung eines Rhizoïds würde sie nur einen kleinen Teil der Wand in Anspruch zu nehmen brauchen, bei Rhizom- und Blattbildung würde, der größeren Dicke entsprechend, eine etwas größere Stelle der Wand beim Anfang gelockert werden müssen; bei allen bliebe die Lockerung auch späterhin auf die Spitze lokalisiert. Bei Rhizoïd und Rhizom würde die Lockerung bleibend ringsherum an der Spitze in gleichem Maße stattfinden, denn nur so könnte man die zylindrische Form mechanisch erklären, und das Gleiche wäre beim Blatte der Fall, solange der Blattstiel, der zuerst entsteht, sich bildet. Die nachher auftretende Abflachung an der Stielspitze müßte man sich dann durch eine Umlagerung des Meristemplasmas entstehen denken, indem dieses sich auf eine schmale, über die Spitze hinweglaufende Linie zusammenzieht, so daß nunmehr eine Ausbreitung des Organes nur in der Richtung dieser Linie zustande kommt[1]).

Da Wachstum oder Organbildung nicht aufzutreten scheint, ohne vorherige Ansammlung von Meristemplasma an der betreffenden Stelle, scheint die lockernde Wirkung (Enzymwirkung?) nur diesem Plasma zuzukommen.

Es entsteht somit ein neues Organ, wenn eine gewisse Menge von Meristemplasma an einem kleinen Fleck zusammengeströmt ist, welcher genügt, um eine Lockerung der inneren Wandschicht zu veranlassen. Ob ein junges Organ zu Blatt, Rhizom oder Rhizoïd werden wird, hängt jedoch, wie man annehmen muß, mit Unterschieden im Meristemplasma zusammen, welche uns noch nicht bekannt sind.

Dennoch läßt sich die Natur eines jungen Organs an äußeren Merkmalen durchgehends erkennen.

Die Bildung eines neuen Blättchens findet in der schon früher (II, S. 431) folgendermaßen beschriebenen Weise statt: „Wenn auf dem Blatte einer unverwundeten Pflanze oder auf einem Rhizome ein neues Blättchen sich in normaler Weise zu bilden anfängt, so zeigt sich der Anfang als ein winziges Fleckchen, welches sich durch eine weiße Farbe von dem dunkelgrünen Untergrund sehr deutlich abhebt. Auf dem Blatte, wo jene Veränderungen am

1) Nimmt diese Linie, von oben gesehen, die Form eines Y an, so entstehen Blätter mit drei Blattflächen, wie ich solche einige Male gefunden und auch abgebildet habe; vergl. meine Abhandlung II, Taf. XI, Fig. 38.

besten zu verfolgen sind, sieht man um das Pünktchen herum einen kleinen, etwas dunkleren, grünen Fleck, zu welchem anfangs keine, bald nachher einige, meistens zwei oder drei sehr feine Ströme hingehen. Das Pünktchen wächst zunächst zu einem zylindrischen Organe heran, welches den Blattstiel bildet; je größer das junge Blatt wird, um so schärfer und zahlreicher treten die Streifen hervor, welche sich auch nach unten hin immer weiter ausbilden und sich dann den schon vorhandenen Strömen anschließen.

„In der ersten Zeit ist der ganze zylindrische Fortsatz weiß; beim Weiterwachsen verbreitert er sich an der Spitze und nimmt so die Blattform an; solange das Wachstum dauert, behält die Spitze die blasse Farbe, während das Blatt von unten herauf die definitive dunkelgrüne Farbe annimmt.“

Bei der Proliferierung setzt sich somit zuerst eine ganz geringe Menge Meristemplasma an irgend einer Stelle, welche vorher nicht zu bestimmen ist, fest; sehr bald darauf erhebt sich ein winziger Auswuchs über die Blattoberfläche und indem das Blättchen weiterwächst, strömt eine zuerst stets wachsende Menge Meristemplasma an der Stelle zusammen (von allen Seiten, oder nur von oben her?).

Auch bei der normalen Blattbildung auf dem Rhizome beobachtet man ähnliches, weil das jüngste Blatt immer ziemlich weit hinter der Rhizomspitze entsteht[1]), also an einer Stelle, wo die weiße Farbe schon einer dunkelgrünen Platz gemacht hat. Auch dort geht somit dem Anwachsen eine Neuansammlung von Blattmeristemplasma unmittelbar voran, welches Plasma dann wieder allmählich zunimmt und die Spitze des wachsenden Blattes ausfüllen bleibt.

Die Anlage von Rhizoïden und Rhizomen findet dagegen in ganz anderer Weise statt: Die wachsende Rhizomspitze ist, wie schon ihre weiße Farbe ausweist, über einzelne Millimeter mit Meristemplasma ausgekleidet. Daß hier auch die normale Verzweigung des Rhizomes stattfindet, kann ich nicht behaupten, weil ich solches nie beobachtete, doch ebensowenig sah ich je eine junge Rhizomspitze sich an den älteren Teilen eines unversehrten Rhizomes ausbilden.

---

1) Vergl. meine Arbeit II, S. 421 sowie verschiedene der Figuren daselbst. In den beiden oben (S. 80) besprochenen Versuchen betrug die Entfernung zwischen dem ganz kleinen Blattanfang (etwa $^1/_4$ mm hoch) und der Rhizomspitze 13 resp. 25 mm. Diese junge Blättchen wuchsen so schnell, daß das erste nach zwei Tagen 10 × 4,5 mm groß war, während das zweite am nächsten Tag schon 4 × 2 mm maß.

Das Fehlen jeder derartigen Beobachtung wird genügend erklärt durch die große Seltenheit des Auftretens von Rhizomzweigen an einer unbeschädigten Pflanze. Auch mit Rücksicht auf das auch unten noch zu besprechende Verhalten des Meristemplasmas zum Rhizom scheint mir am wahrscheinlichsten, daß es sich herausstellen wird, daß die Verzweigung nahe bei der Spitze vor sich gehe.

Das jüngste Rhizoïd wird fast ohne Ausnahme ganz dicht hinter der Rhizomspitze angelegt, so dicht daß es, auch weil das Rhizoïd anfangs schneller wächst als das Rhizom, den Anschein haben könnte, als hätte letzteres sich dichotom geteilt, wie es z. B. auf Fig. 26, Taf. XI meiner früheren Arbeit (II) zu sehen ist.

Während somit junge Blätter schon einen Auswuchs bilden, wenn nur sehr wenig Meristemplasma beisammen ist, treten Rhizoïde (und neue Rhizomspitzen?) auf an Stellen, wo sich solches Plasma stark angehäuft hat.

Dasselbe gilt nun auch für die adventiven Rhizome und Rhizoïde, wie es aus meinen früher publizierten Beobachtungen (II) hervorgeht: es treten jene nämlich an abgeschnittenen Blättern erst auf, nachdem sich eine bedeutende Menge durch Entmischung freigewordenen Meristemplasmas an der basalen Wunde angesammelt hat, wobei, wie beschrieben, die Rhizoïde hart an der Wunde zum Vorschein kommen, die Rhizome dagegen ein wenig höher hinauf ihren Ursprung nehmen.

Nachdem wir uns über dasjenige orientiert haben, was man, in Beziehung auf die vor sich gehenden Veränderungen bei der Anlage eines Blattes sowie von Rhizoïd und Rhizom weiß oder als wahrscheinlich annehmen darf, fragt es sich jetzt, wie man sich die Vorgänge, welche sich nach dem Abschneiden eines einen Blattanfang tragenden Blattes abspielen, vorzustellen hätte.

Daß das Inwirkungsetzen der basipetalen Impulsion hierbei von Einfluß ist, kann kaum bezweifelt werden, doch eben so sicher ist es, daß diese nicht als solche direkt, sondern nur indirekt, vermittels des von ihr bei der Wunde zusammengetriebenen Meristemplasmas, dabei beteiligt ist. Ist dieses der Fall, so muß man sich somit fragen, welchen Einfluß üben die beiden Meristemplasmata, d. h. also das Blattmeristemplasma im Blattanfang und das an der Basis nachträglich angesammelte Meristemplasma, welches gewöhnlicherweise für Rhizome und Rhizoïde bestimmt ist, aufeinander aus? Diese Frage läßt sich in zwei andere zerlegen: wie wirkt das erstgenannte Plasma auf das zweite, und wie das zweite auf das erste?

Fangen wir mit der Besprechung letzterer an, und fragen wir somit zuerst, welche Wirkung vom Blatt-Meristemplasma ausgeht, so verschaffen verschiedene der erwähnten Versuche darüber einiges Licht; die Einzelheiten, auf die es hier ankommt, wurden oben, bei der Besprechung jener Versuche, absichtlich nicht erwähnt.

Wenn Blätter, welche keinen Blattanfang tragen, abgeschnitten werden, so bilden sie Rhizoïde und ein oder einzelne Rhizome, und zwar nahe der basalen Wunde, obwohl an Stellen, welche im übrigen nicht vorher zu bestimmen sind; nur kann man sagen, daß sie nahe am Blattrande kaum auftreten. Tragen die Blätter jedoch einen Blattanfang, der, wie in unseren Versuchen stets, dicht über der Wunde stand, so bemerkt man sehr oft, daß der Ort der später auftretenden Neubildungen nach der Richtung dieses Blattanfanges hin verschoben ist. Es hat dadurch den Anschein, als wenn das Blatt-Meristemplasma eine Anziehung ausübe auf das bei der Wunde zusammengeströmte Meristemplasma.

Diese Verschiebung zeigte sich erstens bei den Rhizoïden, welche so häufig, fast immer, an der Wunde sich ausbilden, doch außerdem auch an Rhizomen und Blättern, falls diese angelegt wurden.

Bei vier der Versuche wurden weder adventive Rhizoïde, noch Rhizome gebildet, und bei drei wurde das Blatt abgeschnitten an der Basis eines ziemlich langen Blattsieles, wo somit die Wunde so schmal war, daß für eine Verschiebung der Anlagen nach der einen oder anderen Richtung hin der Raum fehlte. Wenn man diese Fälle ausnimmt, so ergab sich folgendes:

	Anzahl Fälle	Anzahl Fälle
Die Lage des Blattanfanges übt keinen Einfluß auf den Ort des Entstehens der, oder der Mehrzahl der Rhizoïde, oder auf den des Rhizomes, aus . .	10	10
Die meisten Rhizoïde entstehen unter oder hinter dem Blattanfang	20	
Das Rhizom entsteht unter oder hinter dem Blattanfang	6	28
Es entsteht ein neues Blatt neben (etwas über) dem Blattanfang	2	
Rhizoïde bilden sich hauptsächlich unter einem adventiven Rhizome aus	5	5
	43[1]	43

1) Diese Zahl stimmt nicht mit der Zahl der oben beschriebenen Versuche (45), erstens weil 7 Versuche ausfielen und zweitens weil an einigen Versuchsblättern sich zwei der hier gezählten Fälle beobachten ließen.

Es zeigen diese Zahlen somit, daß in 28 von 38 Fällen der Blattanfang eine deutliche Verschiebung der Anlagestellen der adventiven Bildungen veranlaßte, und außerdem, daß in fünf Fällen auch die adventiven Rhizome einen solchen Einfluß ausübten. Dabei ist noch hervorzuheben, daß Rhizoïde und Rhizome stets unter, die neuen Blätter hingegen stets in sehr geringer Entfernung über dem Blattanfang hervorsproßten. Dieser Unterschied deutet wiederum auf ein verschiedenes Verhalten des Blatt-Meristemplasmas gegenüber dem der Rhizoïde und Rhizome; auf das Bestehen einer solchen Differenz wurde schon vielfach hingewiesen.

Daß eine gegenseitige Anziehung zwischen dem wachsenden Organ und dem Meristemplasma des Organes, welches sich eben zur Ausbildung anschickt, zur Äußerung kommt, ist somit kaum zu bezweifeln. Ob nun diese „Anziehung", die, wie es oben vorgestellt wurde, von dem Blatt-Meristemplasma auf das von Rhizom oder Rhizoïd ausgeübt wird, wirklich auf einer direkten Anziehung beruht, oder vielmehr darauf, daß der Stoffverbrauch der wachsenden Blattanlage die kräftigen Nahrungs-(Protoplasma-)ströme zu sich hinzieht, und diese, da sie doch auch bei der Anlage neuer Organe eine so große Rolle spielen, den Ort der Anlage der späteren Neubildungen mit bedingen, muß dahingestellt bleiben, weil mir die Daten zur Entscheidung fehlen, obwohl ich glaube, daß die Sache sich doch nicht in so einfacher Weise erklären ließe.

Bemerkenswert ist in dieser Hinsicht außerdem, daß in so vielen Fällen, in welchen der Blattanfang ein Rhizom und Rhizoïde bildet, wie z. B. in den Figuren 16, 17, 19, 20, 21, die letzteren sehr oft nahe an der Blattspitze vorkommen und das Rhizom niedriger, oder seltener gleich hoch, zum Vorschein kommt [1]). Dieses beweist um so mehr, daß nicht nur Nahrungsströme Ort und Art der Neubildungen bedingen, und daß andere nicht näher bekannte Faktoren mitwirken.

Die zweite und wichtigste Frage welche angeregt wurde, war, welchen Einfluß das Meristemplasma von Rhizom und Rhizoïd auf das des gerade angelegten Blattanfanges ausübte.

Wenn man die als Beispiele einer gegenseitigen Anziehung angeführten oben besprochenen Erscheinungen beiseite läßt, ist

---

1) Die Rhizoïde ρ_1, welche z. B. in den Fig. 20 *c* und *d* an der basalen Hälfte des Blattanfanges *α* sich befinden, hätten wahrscheinlich auf dem sie tragenden Blatte an der Wunde auftreten sollen, doch sind sie hinaufverschoben worden, wohl weil es zwischen Blattanfang und Wunde an Raum mangelte.

der Haupteinfluß der, daß das durch das Abschneiden der, einen Blattanfang tragenden, Versuchsblätter verursachte Ansammeln von Rhizom und Rhizoïdplasma in vielen Fällen die Blattnatur des Blattanfanges unterdrückte, und das junge Organ zur Rhizoïd- und Rhizombildung brachte oder selbst in einzelnen Fällen direkt in Rhizom oder Rhizoïde umwandelte. Dieses zeigt, daß das später hinzugetretene Meristemplasma die Überhand gewann über dasjenige, welches die Natur des Blattanfanges bedingte, welch letzteres somit verdrückt oder verdrängt wurde.

Daß solches jedoch nicht ohne Streit stattfand, beweist der verschiedene Erfolg, welchen die Versuche ergaben, sowie auch die Fälle, in welchen das junge Blättchen anfangs normal weiterwuchs, erst später damit aufhörte und dann erst Rhizoïde und Rhizom an nicht üblichen Stellen hervorgehen ließ.

Näheres über diesen Streit läßt sich jetzt nicht angeben; daß die speziellen Eigenschaften des Meristemplasma der verschiedenen Organe dabei maßgebend sind, kann jedoch nicht bezweifelt werden.

Äußerlich sind Differenzen selbstverständlich nicht wahrzunehmen; ob sich bei genauer mikroskopischer Untersuchung an fixiertem Material irgend welche Verschiedenheit wird nachweisen lassen, ist zwar fraglich, aber doch bis zu einem gewissen Grade möglich, obwohl die Unterschiede, wenn sie angetroffen werden, nie zur Erklärung ihres verschiedenen Verhaltens führen könnten.

Nur die Ergebnisse physiologischer Versuche können uns hier somit eine Einsicht verschaffen, bis zu welchem Grade eine Ähnlichkeit oder eine Differenz zwischen Blatt-, Rhizom- und Rhizoïd-Meristemplasma besteht, und so wollen wir diese Arbeit mit einer auf solchen physiologischen Resultaten beruhenden Vergleichung schließen.

I. Vergleichung zwischen Meristemplasma von Rhizom und Rhizoïd[1]).

1. Übereinstimmung.

a) Das junge Rhizoïd entsteht am Rhizom ganz nahe bei der Spitze.

b) An abgeschnittenen Blättern entstehen die (adventiven[2])) Rhizome und Rhizoïde aus Meristemplasma, welches durch Ent-

1) Vergleiche hierzu auch meine vorhergehende Arbeit II, S. 439.

2) Hiermit werden die Organe gemeint, welche an einem abgeschnittenen Blatte entstehen.

mischung aus dem Plasma des ganzen Blattes frei wird und durch die basipetale Impulsion nach der basalen Wunde befördert wird.

c) Ein adventives Rhizoïd entsteht nicht selten hinter einem adventiven Rhizom und umgekehrt.

d) Bei der Entstehung von Rhizoïden und Rhizomen tritt die Erhebung erst hervor, nachdem sich schon viel Meristemplasma an der betreffenden Stelle angesammelt hat.

2. Unterschied:

a) Licht und Geotropie bewirken das Auftreten des jungen Rhizoïds an der Unterseite der Rhizomspitze; das Rhizoïd wächst dann vertikal nach unten, das Rhizom dagegen, mit etwas gehobener Spitze, horizontal weiter. Es bestehen somit Differenzen in der Reizbarkeit zwischen beiden.

b) Das Rhizoïd-Meristemplasma gehorcht noch etwas mehr der basipetalen Impulsion, wie das des Rhizomes, weil jene am abgeschnittenen Blatte ganz nahe an der basalen Wunde, diese stets etwas höher hinauf, dicht bei der Grenze des grünen Plasmas, zum Vorschein kommen.

II. Vergleichung zwischen Blatt-Meristemplasma einerseits und Rhizom- und Rhizoïd-Meristemplasma anderseits.

1. Übereinstimmung:

a) Wenn man die Spitzen mehrerer Blätter entfernt, so kann das sich nachher abtrennende Meristemplasma neue Blattspreiten (Prolifikationen) ausbilden (meistens in ziemlich großer Entfernung unter den apikalen Wunden) oder auch Neubildung von Rhizomspitzen an dem basalen Teil der Pflanze hervorrufen[1]).

b) Wenn ein wachsendes Blatt, mit weißlicher Spitze also, abgeschnitten wird, so sammelt sich viel Meristemplasma an der basalen Wunde an, während es an der Spitze verschwindet, da diese grün wird. An der Wunde entstehen dann Rhizoïde und Rhizome. Strömt nun das Blatt-Meristemplasma selbst der Wunde zu, oder vermischt es sich mit dem übrigen Plasma, aus welchem sich dann bald nachher Rhizom- und Rhizoïd-Meristemplasma abtrennt?

2. Unterschied:

a) Wenn ein Blatt einer unverletzten Pflanze zu wachsen aufhört, so erscheinen oft neue Blätter (Prolifikationen), welche meistens

1) Diese Erscheinungen bedürfen jedoch einer ausführlichen Nachprüfung.

in geringer Entfernung unter der Blattspitze entstehen[1]); Rhizome oder Rhizoïde werden dann nie gebildet, und das Blatt-Meristemplasma wäre somit autonom.

b) Die erste Erhebung, welche zur Bildung eines neuen Blattes führt, tritt bereits auf, wenn sich nur eine ganz geringe Menge Meristemplasmas angesammelt hat.

c) Das Blatt-Meristemplasma scheint den Einfluß der basipetalen Impulsion nicht zu empfinden.

d) In den oben beschriebenen Versuchen bildete sich hinter dem Blattanfang einige Mal ein Rhizom oder ein Rhizoïd aus, doch nur wenn der Blattanfang Rhizome und Rhizoïde bildete; wuchs dagegen der Anfang unverändert, als Blatt, weiter, so entstand hinter ihm nie ein anderes Organ. Auch dieses würde auf eine Differenz weisen, doch ist hier, der geringen Zahl der beobachteten Fälle wegen, Nachuntersuchung erwünscht. —

Wie man sieht, ist es kaum möglich, die Frage nach Ähnlichkeit oder Unterschied zwischen den verschiedenen Meristemplasmata jetzt in anderer Weise zu beantworten, als mit dem Ausspruch, erstens, daß sie zwar in einigen Eigenschaften übereinstimmmen, sich jedoch schon vor der Anlage des betreffenden Organes verschieden verhalten, und zweitens, daß Rhizom- und Rhizoïd-Meristemplasma miteinander näher als mit dem Blatt-Meristemplasma verwandt sind.

Leiden, März 1910.

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren beziehen sich auf *Caulerpa prolifera.*

B: Blatt dem Rhizome eingepflanzt,

B_1, B_2 usw.: aufeinanderfolgende Prolifikationen auf einem Blatte,

R: Rhizom aus B oder R,

r: Rhizoïd aus B oder R,

α: Blattanfang,

β_1, β_2 usw.: aufeinander folgende Prolifikationen von α,

P: Rhizom aus α,

ρ: Rhizoïd aus α.

Die schraffierten Teile sind abgestorben.

Die Zahlen zwischen Klammern geben die Tage an seit dem Anfang des Versuches.

Tafel I.

Fig. 1. Rhizoïd 20 Stunden, nachdem es verletzt wurde, so daß nur ein Stumpf übrig blieb; 6 Zweige haben sich nachdem neu gebildet; 24 mal vergrößert (S. 74).

---

1) Vgl. meine frühere Arbeit, II, S. 425.

Fig. 2. Zweig eines verletzten Rhizoïds, mit drei neu gebildeten Seitenzweigen gleich unter dem abgestorbenen Teile, nach 20 Stunden; 24 mal vergrößert (S. 74).

Fig. 3. Teil eines Rhizomes, mit dem unteren Teil eines Blattes und eines Rhizoïdes, 5 Tage nach der Verletzung; eine neue Rhizomspitze hatte sich gebildet; etwa 4 mal vergrößert (S. 74).

Fig. 4 *a*. Stück eines Rhizomes, mit einem kleinen Blättchen, sofort nachdem die Spitze entfernt war; 1 mal vergrößert (S. 75).

b dasselbe 6 Tage später; 1 mal vergrößert (S. 75).

Fig. 5. Regeneration der Rhizomspitze, wie in Fig. 4, wobei die neue Spitze jedoch aus der Basis des Rhizoïds entspringt, 20 Tage nach der Verletzung; 4 mal vergrößert (S. 75).

Fig. 6. Unterer Teil des Versuchsblattes Nr. 44; der kleine Blattanfang (α, an der Spitze abgestorben) war in 13 Tagen nicht weiter entwickelt. Es hatte sich jedoch ein kräftiges Rhizoïdbündel unter α gebildet, sowie zwei Rhizome, von welchen nur die Ansatzstellen (R und R_1) angegeben sind; $3^1/_2$ mal vergrößert (S. 85).

Fig. 7 *a*, *b*. Versuchsblatt Nr. 45 beim Anfang und nach 17 tägiger Kultur. Im unteren Blättchen sind die stärksten der Protoplasmaströme gezeichnet, welche zum Wundrande gehen (gerade dorthin, wo die Rhizoïde sich gebildet haben), jedoch nicht oder kaum in Verbindung treten mit dem Blattanfang α; 1 mal vergrößert (S. 86 u. 92).

Fig. 8 *a*. Versuchsblatt Nr. 27 beim Anfang, nat. Gr.;

b dasselbe, 21 Tage später, nat. Gr. (S. 86).

Fig. 9. Blattanfang auf dem Versuchsblatte Nr. 1, 14 Tage nach dem Abschneiden, 4 mal vergrößert. Der Blattanfang war nicht gewachsen, hatte jedoch 4 Rhizoïde gebildet (S. 88).

Fig 10 *a*, *b*. Unterer Teil des Versuchsblattes Nr. 29 beim Anfang des Versuchs und 17 Tage später; nat. Gr. (S. 88).

Fig. 11 *a*, *b*, *c*. Versuchsblatt Nr. 24 beim Anfang, sowie 5 und 21 Tage später; nat. Gr. (S. 89).

Fig. 12. Unterer Teil des Versuchsblattes Nr. 2, 12 Tage nach dem Abschneiden,

a von der Seite gesehen; 6 mal vergrößert;

b dasselbe von der Fläche gesehen (das Rhizom mit regenerierter Spitze); nat. Gr. (S. 89).

Fig. 13. Unterer Teil vom Versuchsblatte Nr. 43 (S. 86 u. 89).

a beim Beginn des Versuchs; die äußerste Spitze des Blatanfanges ist abgestorben; nat. Gr. (die beiden Kreise R_1 und R_2 geben die Stellen an, an welchen, 10 Tage später, zwei kräftige Rhizome sich gebildet hatten),

b Blattanfang von der Seite gesehen, 4 Tage später; etwa 4 mal vergrößert.

Fig. 14 *a*. Unterer Teil des Versuchsblattes Nr. 11 beim Anfang; nat. Gr.,

b, *c* dasselbe von der Seite gesehen; 2, resp. 18 Tage nach dem Abschneiden; beide etwa 4 mal vergrößert (S. 89).

Fig. 15. Unterer Teil des Versuchsblattes Nr. 47, von der Seite gesehen, etwa $3^1/_2$ mal vergrößert (S. 89 u. 93).

a Blattanfang, 2 Tage nach dem Abschneiden des Blattes,

b derselbe, 5 Tage nach dem Abschneiden, zu einem Rhizoïdbündel ausgewachsen, unter welchem, aus dem Blatte heraus, ein anderes Rhizoïd austritt,

c derselbe, 9 Tage nach dem Anfang; hinter dem Rhizoïdbündel hat sich ein Rhizom ausgebildet.

Fig. 16. Unterer Teil von Versuchsblatt Nr. 10, 4—5 mal vergrößert (S. 94 u. 105).

a Blatt von der Fläche gesehen, mit dem Blattanfang, 2 Tage nach dem Abschneiden des Versuchsblattes. Der zuerst zylindrische Blattanfang, etwa 3 mm lang, war dann etwa 6 mm und hatte sich an der Spitze etwas abgeflacht,

b dasselbe, von der Seite gesehen, 6 Tage nach dem Anfang des Versuchs,

c dasselbe, 8 Tage nach dem Anfang,

d dasselbe, 11 Tage nach dem Anfang.

Fig. 17*a*. Versuchsblatt Nr. 9, beim Anfang, nat. Gr. (S. 93 u. 105).

b Blattanfang allein, 4 Tage später, etwa 4 mal vergrößert.

c Versuchsblatt, von der Seite, mit dem ausgewachsenen Blattanfange (auch dieser ein wenig von der Seite gesehen), 9 Tage nach dem Anfang; etwa 4 mal vergrößert.

Fig. 18 *a*, *b*, *c*. Versuchsblatt Nr. 19, natürliche Größe, beim Anfang, sowie 7 und 19 Tage später (S. 92).

Tafel II.

Fig. 19 *a*. Unterer Teil des Versuchsblattes Nr. 20, auf welchem zwei Blattanfänge α_1 und α_2 vorhanden waren;

b—*d* Entwicklung von α_1, resp. 5, 10 und 13 Tagen nach dem Abschneiden; von der Seite gesehen; etwa 4 mal vergrößert,

e—*g* Entwicklung von α_2; *e* beim Anfang des Versuchs, *f* und *g* nach 13 und resp. 19 Tagen; *g* von der Seite gesehen; alle Figuren etwa 4 mal vergrößert (S. 93 und 105).

Fig. 20. Unterer Teil des Versuchsblattes Nr. 46, etwa 4 mal vergrößert (S. 95 u. 105).

a beim Anfang des Versuchs,

b, *c*, *d* 3, resp. 5 und 8 Tage nachdem.

Fig. 21 *a*. Unterer Teil vom Versuchsblatte Nr. 28 am Anfang des Versuchs;

d dasselbe 15 Tage später am Ende. Beide nat. Gr.;

b und *c* der Blattanfang von der Seite gesehen mit dem Rhizom und den Rhizoïden, 9 und 15 Tage nach dem Anfang; beide etwa 4 mal vergrößert (S. 95 u. 105).

Fig. 22 *a*. Unterer Teil von Versuchsblatt Nr. 35, nat. Gr.;

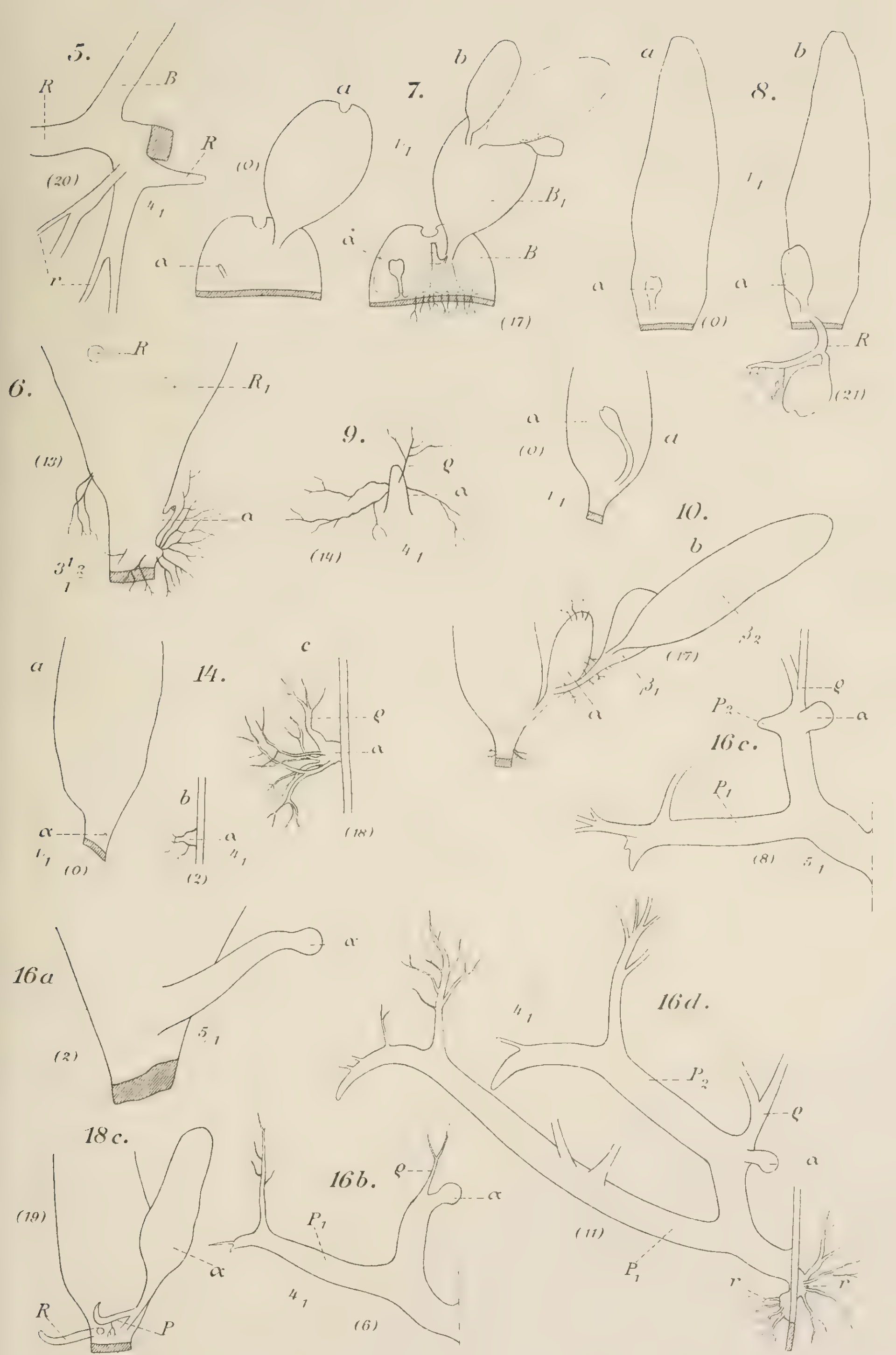
b dasselbe 11 Tage später: der Blattanfang wuchs zu einem Rhizome aus;

c dasselbe 16 Tage nach dem Anfang; das Rhizom hatte ein Blatt gebildet; *b* und *c* etwa 4 mal vergrößert (S. 96).

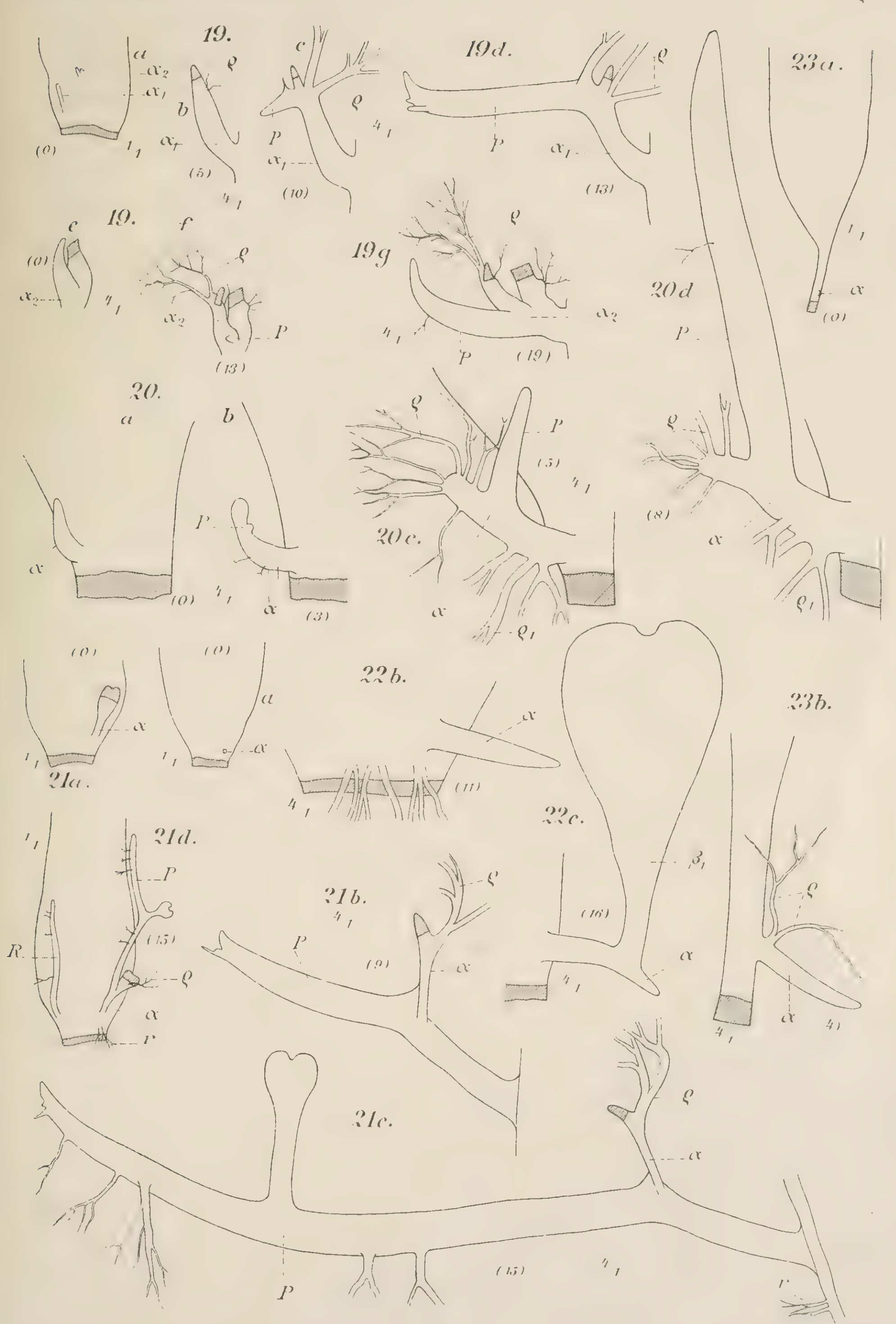
Fig. 23 *a*. Unterer Teil von Versuchsblatt Nr. 49, in natürlicher Größe, am Anfang;

b dasselbe 4 Tage später, etwa 4 mal vergrößert; 5 Tage nachher war das Rhizom noch etwa 4 mal größer geworden und hatte einzelne Rhizoïde gebildet (S. 96).




5.
6.
7.
8.
9.
10.
14.
16 a
16 b.
16 c.
16 d.
18 c.




19.
19d.
23a.
19.
19g
20d
20.
20c.
22b.
23b.
21a.
21d.
22c.
21b.
21c.



Über die Wasserstoffoxydation durch Mikroorganismen.

Von

Bronisław Niklewski.

Mit Tafel III.

I. Literaturübersicht.

Die Oxydation des Wasserstoffs durch verwesende Körper ist zuerst von Saussure[1]) beobachtet und beschrieben worden. Während das Volumen reiner Wasserstoffatmosphäre bei Anwesenheit fermentativer Körper sich nicht änderte, trat eine erhebliche Gasverminderung ein, wenn Erbsen in Wasser bei Anwesenheit eines Gemisches von Wasserstoff und Sauerstoff faulten. Die Abnahme beider Gase wurde gasanalytisch festgestellt. Dasselbe Resultat wurde bei Anwendung von Heideerde, Seide, Baumwolle u. a. m. erzielt. Über die Natur des Prozesses ergaben verschiedene Zusätze Aufschluß. Eine Beimischung von Seesalz zu gut wirkender Erde (1 : 4) hob die Kondensation der Gase auf, ebenso wirkte freie Schwefelsäure (1 : 100). Der Glührückstand der Erde rief erst nach 2—3 Monaten eine namhafte Kondensation hervor. Dagegen übte ein Zusatz von „Olefin" (1 : 4) auf den Gang des Prozesses keinen Einfluß aus, wogegen durch Faraday festgestellt wurde, daß dieser Körper auch in viel geringerer Konzentration (1 : 48) die Platinkatalyse aufhob. Dagegen verhinderte die Kohlensäure in einer Konzentration (1 : 4) die Oxydation des Wasserstoffes, während sie die Platinkatalyse nicht beeinflußte. Auch Kohlenoxyd hob die Wasserstoffoxydation in Saussures Versuchen auf. Auch Liebig[2]) erwähnt, daß verwesende Körper in einem ge-

1) Théodore de Saussure. Action de la fermentation sur le mélange des gaz oxygène et hydrogène. Mémoires de la société de physique et d'histoire naturelle de Genève. Tome huitième, 1839, p. 163.

2) Chemische Briefe, 4. Aufl., 19. Bd., S. 296; doch ist daraus nicht zu entnehmen, ob das eigene Versuche sind oder zitierte Versuche Saussures.

schlossenen Gefäße den dargebotenen Wasserstoff und Sauerstoff zum Verschwinden bringen und Wasser bilden. In neuerer Zeit wurde ein Verschwinden der Knallgasatmosphäre unter Einwirkung der Erde gelegentlich von Versuchen über Denitrifikation von Immendorf[1]) beobachtet. Es bedurfte aber mehrerer Wochen, um den Prozeß in Gang zu setzen, dann aber verschwand das Knallgas in einigen Tagen zum größten Teil. Gasanalytisch konnte ein Verschwinden des Wasserstoffs und Sauerstoffs und das Auftreten von Kohlensäure festgestellt werden. Dagegen rief die mit Chloroform versetzte Erde keine Wirkung auf die Knallgasatmosphäre hervor. Die Frage wurde aber von diesem Autor nicht weiter verfolgt.

Im Herbst 1904 habe ich im botanischen Institut der Universität Leipzig auf Veranlassung des Herrn Geheimrat Professor Dr. W. Pfeffer Versuche über Wasserstoffoxydation angestellt, die ich dann in Dublany, im botanischen Institut, später im landwirtschaftlich-chemischen und jetzt im Institut für Pflanzenbau fortsetze. Die in der Zeit bis Ende 1906 gemachten Beobachtungen, welche einen bloß orientierenden Charakter hatten, habe ich bereits publiziert[2]).

Inzwischen sind aber auch von anderer Seite Untersuchungen über denselben Gegenstand angestellt worden.

Hermann Kaserer[3]) stellt fest, daß die Aktivierung des Wasserstoffes sich unter Einwirkung bestimmter Bakterien vollzieht. Er sucht die Organismen zu isolieren, sowie den physiologischen Charakter des Prozesses zu bestimmen. Zwei Organismen Bac. pantotrophus und oligocarbophilus werden als Urheber der Wasserstoffoxydation angesehen. Der erste entwickelt sich als diffuse Trübung ohne Hautbildung, falls eine kohlensäurereiche Atmosphäre dargeboten wird. Dieser Organismus vermag also allein prototroph zu leben, Wasserstoff in Gegenwart von Sauerstoff und viel Kohlensäure zu Wasser zu oxydieren. Doch ist er auch zu heterotropher Lebensweise befähigt. Wird dagegen zur Anlegung von Rohkulturen Knallgas verwandt, dann bildet sich auf mineralischer Nährlösung eine üppige Haut, welche kräftig Wasserstoff oxydiert. Jedoch gelang es dem Autor nicht, aus den Bakterienhäuten der Knallgas

1) Beiträge zur Lösung der Stickstofffrage. Landwirtsch. Jahrb., Bd. 21, 1892.

2) Extr. du Bull. de l'acad. des sc. de Cracovie, 1906, p. 911.

3) Zeitschr. f. landwirtsch. Versuchswesen in Österreich, Bd. VIII, 1905, S. 789, Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. XVI, S. 681, 1906.

aktivierenden Rohkulturen die an dem Prozesse beteiligten Organismen rein zu züchten. Der Autor glaubt aber feststellen zu können, daß die Häute fast ausschließlich aus Bac. oligocarbophilus zusammengesetzt sind. Die bakteriologische Zusammensetzung jener Häute scheint also durchaus nicht genügend aufgeklärt zu sein.

Die Aktivierung des Wasserstoffes denkt sich der Autor in verschiedener Weise bei beiden Organismen vollzogen; es wird aber in beiden Fällen nicht eine unmittelbare Verknüpfung von Wasserstoff und Sauerstoff angenommen, sondern die Bildung von Kohlenstoffmaterial aus Kohlensäure und Wasserstoff und darauf folgende Oxydation der gebildeten Stoffe. Der Autor glaubt annehmen zu dürfen, daß bei Bac. pantotrophus dieser Stoff Formaldehyd sei, bei B. oligocarbophilus Kohlenoxyd. Als wesentliches Argument dafür, daß gerade diese Stoffe als Zwischenprodukte aufzufassen sind, wird der Umstand angesehen, daß die Stoffe den betreffenden Organismen als Nahrungsquellen dienen können; doch erscheint besonders die Ernährung des Bac. oligocarbophilus mit Kohlenoxyd fraglich. Diesen Organismus stellt der Autor in die Reihe der obligat prototrophen Organismen, welche durch organische Substanzen geschädigt werden, während Bac. pantotrophus als Vertreter „der Kohlenhydratwelt" angesehen wird, die zu heterotropher Lebensweise veranlagt ist, ebenso wie auch die grüne Pflanze der Kohlenhydratwelt zugezählt wird.

Eine Unterscheidung der beiden Wasserstoff oxydierenden Organismen in diesem Sinne erscheint mir deshalb unzutreffend, weil der eine der beiden Organismen, Bac. oligocarbophilus auf sein Verhalten gegenüber organischen Stoffen hin nicht näher studiert wurde, ebenso wie sein Verhalten der Wasserstoffoxydation gegenüber nicht hinreichend aufgeklärt ist. Die Kohlensäureassimilationshypothese des Autors scheint mir hinreichender Begründung zu entbehren.

Gegenstand meiner Ende 1906 publizierten Versuche war besonders die in der Knallgasatmosphäre auf mineralischer Nährlösung sich bildende Kahmhaut, deren Organismen ich jedoch nicht rein zu züchten vermochte. Schon aus diesem Grunde war eine tiefere Einsicht in die Physiologie des Prozesses unmöglich. Ich habe nur in allgemeinen Umrissen den Charakter des Prozesses beschrieben, zugleich aber auf die Schwierigkeiten der Isolierung der Organismen hingewiesen, um damit spekulativen Deduktionen aus den wenigen Tatsachen Einhalt zu tun. Die angestellten Versuche

beschrieb ich mit folgender Einschränkung: „Alle physiologischen Beobachtungen gelten also für einen in seinen Teilen leider nicht näher erforschten Komplex von Organismen der Kahmhaut“ [1]).

Folgende Resultate konnten als einwandfrei betrachtet werden.

1. Die Erde vermag ein Gemisch von Wasserstoff und Sauerstoff zu kondensieren (bei ca. 33° C. ist dieser Prozeß gewöhnlich in wenigen Tagen sichtbar); diese Fähigkeit ist sehr verbreitet, da in den untersuchten Erdproben keine gefunden wurde, welcher diese Eigenschaft nicht zukäme.

2. Eine mineralische Nährlösung, mit Erde beimpft, bedeckt sich in einer Knallgasatmosphäre mit einer üppigen Kahmhaut; nach mehrmaligem Umimpfen erhält man eine gereinigte Kahmhaut, welche aus kleinen Stäbchen besteht. Diese Kahmhaut vermag intensiv Wasserstoff zu oxydieren.

3. Die Bildung der Kahmhaut auf mineralischer Nährlösung steht mit der Wasserstoffoxydation in kausalem Zusammenhang; denn unter sonst gleichen Bedingungen entwickelt sich die Kahmhaut an der Luft nicht. Der Wasserstoff liefert also der Kahmhaut die notwendige Betriebsenergie.

4. Die Kahmhaut besteht aus Kohlenstoffverbindungen, welche durch Reduktion freier Kohlensäure gebildet werden. Freie Kohlensäure kann durch das Carbonat nicht ersetzt werden.

5. Auf Kohlenstoffverbindungen (Acetat) gedeiht der die Kahmhaut bildende Organismus (oder Organismen) auch ohne freien Wasserstoff. Bei Darbietung von Acetat und Knallgas wird der Wasserstoff auch ohne besonders zugesetzte freie Kohlensäure verarbeitet.

6. Wiewohl die Kahmhaut morphologisch als ein aus kleinen Stäbchenbakterien einheitlich zusammengesetztes Ganze erscheint, konnten doch die daran beteiligten Organismen nicht durch Plattengießen isoliert werden.

Auf anderem Wege sucht Lebedeff den physiologischen Charakter der Wasserstoffoxydation aufzuklären [2]). Er berichtet, daß die Kondensation des Knallgases durch ein monotrichales be-

1) A. a. O., S. 923.

2) A. J. Nabokich und A. F. Lebedeff, Centralbl. f. Bakt., Bd. XVII, S. 350, 1906; F. A. Lebedeff, Biochem. Zeitschr., Bd. VII, S. 1, 1907; A. J. Lebedeff, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1910, Bd. XXVII, S. 598 (darin auch das Ref. einer Publikation in den Verhdlgn. des Mendelejeff-Kongresses 1908).

wegliches Stäbchen in reiner Kultur vollzogen wird, welches an der Oberfläche der Nährlösung ein starkes Häutchen bildet. Als Stickstoffquelle wurden Nitrate (0,2 % KNO_3) benutzt. Doch fehlen leider bis jezt nähere Angaben darüber, wie die Reinzucht des Organismus gelang, auch wird kein Bild und keine nähere Beschreibung der Reinkultur geliefert. Aus der letzten Publikation erfahren wir, daß der Organismus auch heterotroph zu leben vermag.

Es ist mir also unmöglich, den Organismus, mit welchem Lebedeff experimentierte, mit den von mir kultivierten Organismen der Kahmhaut zu identifizieren. Trotz der vielfachen morphologischen und physiologischen Ähnlichkeiten, die zweifelsohne zwischen beiden Kulturen bestehen, liegt doch ein wesentlicher Unterschied darin, daß Lebedeff anscheinend einen Organismus ohne Schwierigkeiten in der Kahmhaut findet, während ich in der Kahmhaut eine komplizierte symbiotische Wechselwirkung mindestens zweier bereits reingezüchteten Organismen annehmen muß.

Ohne auf die morphologischen und sonstigen physiologischen Eigenschaften näher einzugehen, sucht der Autor mit Hilfe von Gasanalysen die im Studium der Organismen zweifelsohne interessanteste Frage des Verbrauches der drei Gase: Kohlensäure, Wasserstoff, Sauerstoff in ihrem Verhältnis zueinander aufzuklären.

Der Autor kommt zu dem Schluß, daß der energetische Prozeß genau durch die Gleichung $2\,H_2 + O_2 = 2\,H_2O$ ausgedrückt wird. Jedoch wird bei der Assimilation des Kohlenstoffes aus der Kohlensäure Sauerstoff ausgeschieden und dieser zur Oxydation des Wasserstoffs ebenso wie der anfangs zugesetzte Sauerstoff verwandt, so daß das Verhältnis der verbrauchten Wasserstoffmenge zu dem verbrauchten ursprünglich zugesetzten freien Sauerstoff bei gleichzeitiger Kohlensäurereduktion 2,0 übertrifft, zwischen 2,0 und 3,0 schwankt. Korrigiert man also die Resultate auf den in der Kohlensäure enthaltenen Assimilationssauerstoff hin, so erhält man ein Verhältnis $\frac{H_2}{O_2}$, welches sich 2,0 nähert. Jedoch auch dieses Verhältnis unterliegt gewissen Schwankungen. Nur in alten Kulturen ist es fast gleich 2,0; je jünger die Kultur ist, desto kleiner wird dieses Verhältnis; in ganz jungen Kulturen fällt es sogar bis auf 1,5. Der Autor schließt daraus, daß bei dem Wachstum der Mikroben auch eine Assimilation des Sauerstoffs vor sich geht. Der Schluß dieser Beobachtungen, glaube ich, könnte auch so formuliert werden, daß ältere Kulturen ein Material bilden, in

welchem der gebundene $\frac{H_2}{O_2} = 2$ ist. Jüngere Kulturen bilden ein sauerstoffreicheres Material (vielleicht findet hier ein Synthes organischer Säuren statt; es wäre interessant, festzustellen, ob durch Änderung der Nährlösung, etwa der Alkalität, das Verhältnis der verbrauchten Gase nicht verschoben wird).

Merkwürdigerweise wird bei Besprechung des Sauerstoffverbrauches auf die Nitrate zu wenig Rücksicht genommen, und doch scheint diese Sauerstoffquelle in Betracht zu kommen, da in gewissen Fällen erhebliche Mengen Stickstoff entbunden werden. Es müßte also besonders festgestellt werden, inwieweit dieser Sauerstoff mit in Rechnung zu ziehen ist.

Die Änderung des Verhältnisses $\frac{H_2}{O_2}$ mit dem Alter der Kultur zeigt also, daß eine schematische Formel für die Assimilation der Gase nicht aufzustellen ist, daß eine Zerlegung der Kohlensäure mit gleichzeitiger Ausscheidung eines gleichen Volumens Sauerstoff nur unter bestimmten Bedingungen vor sich geht, also anders wie bei der photosynthetischen Zersetzung der Kohlensäure, wo als erstes Material in der Tat nur Stoffe gefunden werden, in denen der $\frac{H_2}{O_2} = 2$ ist. Der Schluß des Autors, der Chemismus der Photosynthese und der Chemosynthese sei ein und derselbe, scheint mir daher nicht recht zutreffend zu sein; übrigens dürfte mit diesem Vergleiche wenig gewonnen werden, da wir doch den Chemismus der Photosynthese recht dürftig kennen.

Jedenfalls ist dank den Analysen Lebedeffs ein wesentlicher Einblick in den biologischen Prozeß der Wasserstoffoxydation gewonnen.

Ferner wendet sich der Autor zur Entscheidung der für die Physiologie des Prozesses fundamentalen Frage: „Vollzieht sich die Aktivierung des Wasserstoffes in enger Abhängigkeit von der Kohlensäureassimilation?“

Während Kaserer schon bei seiner ersten Publikation es gleichsam als selbstverständlich ansieht, daß der Wasserstoff zunächst mit der Kohlensäure in Reaktion tritt und das gebildete Material dann erst der Oxydation anheimfällt, und diesen Gedanken in seinen Konsequenzen weiter verfolgt, kommt Lebedeff zu dem entgegengesetzten Schluß. Auf Grund seiner gasanalytischen Beobachtungen hebt er hervor, daß das Verhältnis der verbrauchten

Kohlensäure zu dem oxydierten Wasserstoff innerhalb weiter Grenzen schwankt. Das Resultat von 50 Versuchen ergab, daß auf 100 ccm Kohlensäure 550—1500 ccm Wasserstoff oxydiert werden können. Zu anscheinend definitiver Entscheidung der Frage wird folgender Versuch herangezogen. Eine normale 15-tägige Kultur, welche 36,04 ccm CO_2, 205,25 ccm H, 78,40 O verbraucht und 34,04 ccm N entwickelt hat, wird nach dem Entfernen der Gase mittels einer Pumpe nur mit Wasserstoff und Sauerstoff ohne eine Spur von Kohlensäure gespeist. Trotz des Fehlens der Kohlensäure hatte sich nach 34 Tagen der Atmosphärendruck in der Kultur auf 419,3 mm verringert. Die Analyse ergab einen Verbrauch von 429,24 ccm H, 211,32 ccm O, eine Produktion von 4,30 ccm N. Wenn wir annehmen, daß mittels der Pumpe in der Tat alle Kohlensäure entfernt wurde, was auszuführen keineswegs leicht sein dürfte, so ist doch vor allem der Einwand zu erheben, daß das in der Kultur angesammelte Kohlenstoffmaterial verarbeitet und im Verein mit der daraus gebildeten Kohlensäure Wasserstoff aktiviert werden könnte. Der Organismus ist ja auch nach der Beobachtung Lebedeffs zu heterotropher Lebensweise veranlagt, als solcher wird er wohl in erster Linie befähigt sein, das selbst gebildete Material zu verarbeiten. Wäre es also nicht denkbar, daß die Bakterien in ausgewachsenen Kulturen auch ohne Kohlensäurezusatz Wasserstoff aktivieren, indem das alte Bau- oder Reservematerial wenigstens teilweise zerstört werde und die jungen Zellen sich die entstehende Kohlensäure nutzbar machen, so daß das einmal festgelegte Kohlenstoffmaterial zur Aktivierung einer verhältnismäßig großen Wasserstoffmenge dienen könnte? In solchen Massenkulturen wäre zwar kein näheres Abhängigkeitsverhältnis zwischen verbrauchtem Wasserstoff und reduzierter Kohlensäure wahrzunehmen, in Wirklichkeit aber wäre die Oxydation des Wasserstoffs aufs engste mit der Kohlensäurereduktion verkettet. Lebedeffs Versuche sind also durchaus ungeeignet, die Frage der Abhängigkeit der Kohlensäurezersetzung und Wasserstoffoxydation zu lösen.

Die Beobachtung Lebedeffs, daß die Assimilation des Kohlenstoffes aus der Kohlensäure bei dem untersuchten Organismus stets mit einer Ausscheidung freien Stickstoffes verbunden ist (die mineralische Nährlösung enthielt 0,2 % KNO_3), während ohne Zusatz von Kohlensäure in ausgewachsenen Kulturen die Oxydation des Wasserstoffes ohne Ausscheidung freien Stickstoffes vor sich geht,

scheint mir darauf zu weisen, daß bei einer stärkeren Anhäufung organischer Substanzen infolge der Anwesenheit reichlicher Mengen Kohlensäure eine lebhafte Oxydation dieser Stoffe stattfindet, so daß dabei die Nitrate mit in diesen Oxydationsprozeß gerissen und gespalten werden, während bei Kohlensäuremangel die Prozesse retardiert und auch die Nitrate durch den freien Sauerstoff geschützt werden. Aus ähnlichem Grunde scheint es mir auch sehr fraglich zu sein, ob die Oxydation des Wasserstoffs bei vollständiger Abwesenheit freien Sauerstoffes lediglich auf Kosten des Sauerstoffes der Kohlensäure erfolgt, wie es der Autor erklärt, zumal dabei erhebliche Mengen freien Stickstoffes gebildet werden. Es wäre ja in der Tat interessant, zu erfahren, ob die Reduktion von Kohlensäure durch Wasserstoff ein für den Organismus Energie liefernder Prozeß sein kann. Thermische Berechnungen allein können ja bekanntlich eine solche Frage nicht lösen. (Für biologische Fragen bedarf es immer noch der experimentellen Prüfung.)

Wenn ich es mir erlaubt habe, schon jetzt die vorläufige Mitteilung Lebedeffs einer gewissen Kritik zu unterziehen, so geschah es besonders in der Hoffnung, daß der Autor in der versprochenen ausführlichen Arbeit auf die berührten Fragen näher eingehen wird, was der Sache nur förderlich werden kann.

II. Die Reinzucht der Wasserstoff oxydierenden Organismen.

Die Wasserstoff oxydierenden Organismen scheinen also in letzter Zeit lebhaftes Interesse zu erwecken, wohl mit Rücksicht auf die Bedeutung, welche sie für das Studium der Atmungsvorgänge haben können. Bevor wir jedoch an die Bearbeitung dieser Fragen herantreten können, muß vor allem die Frage der Reinzucht erledigt und die wichtigsten Eigenschaften der an der Wasserstoffoxydation beteiligten Organismen bestimmt werden.

Kaserer hat zwar einen Wasserstoff oxydierenden Organismus reingezüchtet, doch bezüglich der Kahmhaut, die sich in der Knallgasatmosphäre bildet, hat er keine Klarheit geschaffen. Gerade diese Kahmhaut interessierte mich, da sie den Gegenstand meiner Untersuchungen bildete. Ich wollte von dem einmal eingeschlagenen Wege nicht abweichen, ohne wenigstens den Grund der Schwierigkeiten erkannt zu haben; übrigens ließen gerade die Schwierigkeiten bei der Isolierung interessante Verhältnisse vermuten.

Einen wesentlichen Fortschritt in dem Studium der Wasserstoff oxydierenden Organismen betrachtete ich in der Reinzucht zweier Organismen, welche ich schließlich aus der Kahmhaut isolierte. Einen kurzen Bericht darüber lieferte ich Ende 1907[1]).

Seit der Zeit habe ich die meiner Meinung nach wesentlichsten Eigenschaften beider Organismen kennen gelernt (wenigstens so weit, als es sich um die Reinzucht für weitere Studien handelt). Wenn aber dennoch trotz der langen seitdem verflossenen Zeit die Untersuchungen in den Einzelheiten sehr lückenhaft erscheinen, so daß z. B. gewisse Versuche mit dem einen Organismus angestellt wurden, für den anderen aber fehlen, so liegt es nicht zum mindesten daran, daß ich die Versuche nur hin und wieder anstellte, wenn ich von Berufspflichten einigermaßen frei war und nicht durch eine andere mehr landwirtschaftliche Arbeit (Nitrifikation im Stallmist) in Anspruch genommen war. Als ich schließlich nach Abschluß derselben mich systematisch der Bearbeitung des vorliegenden Themas, das mich sehr interessierte, widmen wollte, da legten sich die Verhältnisse so, daß ich das Laboratorium der landwirtschaftlich chemischen Versuchsstation Dublany verlassen mußte und die dort von mir zu dieser Arbeit getroffenen Einrichtungen nicht mehr benutzen konnte. Damit erklärt sich die recht unvollkommene Ausarbeitung des Themas. Die in letzter Zeit gemachten morphologischen Studien, Färbungen und mikrophotographischen Aufnahmen, habe ich in dem hiesigen botanischen Institut ausgeführt. Dem Leiter des Instituts, Herrn Prof. Dr. S. Krzemieniewski, der mir die dazu notwendigen Mittel des Instituts bereitwilligst zur Verfügung stellte, spreche ich an dieser Stelle den gebührenden Dank aus. Die weitere Aufnahme der Untersuchungen kann aber nicht sobald erfolgen, da in dem Institut für Pflanzenbau, in welchem ich jetzt arbeite, es bis dahin an den für eine bakteriologische Arbeit notwendigen Apparaten gefehlt hat. Der Leiter des Instituts, Herr Prof. Dr. K. Miczyński hat sich aber bereit erklärt, mir die zur Arbeit notwendigen Mittel zu verschaffen.

Ich bin gern bereit, jedem, der die Wasserstoff oxydierenden Organismen näher studieren will, die beiden reinen Kulturen zu geben.

Als Ausgangsmaterial für die vorliegenden Untersuchungen diente mir ein in Wasserstoff-Sauerstoff-Kohlensäure-Atmosphäre

---

1) Centralbl. f. Bakt., Bd. XX, S. 469.

auf mineralischer Nährlösung gewachsenes Häutchen, welches durch Impfung einer Gewächshauserde hervorgerufen war.

Die Ursache der Schwierigkeiten, die mir bei der Isolierung begegneten, beruhte darin, daß die beiden reingezüchteten Organismen allein auf mineralischer Nährlösung nicht in der Knallgasatmosphäre zu wachsen vermögen, wohl aber in Gemeinschaft miteinander. Besonders gut entwickelt sich jeder der beiden Organismen auf folgender Nährlösung, die, abgesehen vom Agarzusatz, nicht wesentlich von der von H. Kaserer empfohlenen Nährlösung abweicht:

	Prozent
Agar-agar	1,5
$NaHCO_3$	0,1
NH_4Cl	0,1
KH_2PO_4	0,05
$MgSO_4$	0,02
NaCl	0,02
$FeCl_3$	0,00001

Mit dieser Nährlösung werden die Reagensgläser gefüllt, auf der schräg erstarrten Oberfläche wird die Impfung vorgenommen. Die Kulturen werden unter eine Glocke in eine Schale mit Wasser gestellt. Durch ein Zu- und Ableitungsrohr wird durch die Glocke ca. 1—3 Stunden lang arsenfreier durch Silbernitrat, Permanganat, konz. Schwefelsäure gewaschener Wasserstoff geleitet. Schließlich werden unter die Glocke noch einige Blasen Kohlensäure hineingeleitet. Nach dem Entfernen der beiden Röhren wird die so mit Wasser gegen die Außenluft abgeschlossene Glocke in einen Thermostat bei 30—35° C. gestellt. In 3—4 Tagen entwickeln sich üppig die für das bloße Auge recht charakteristischen Kulturen der beiden Organismen. Viel länger die Röhrchen unter der Glocke zu halten, ist nicht ratsam, weil sich auf der feuchten Watte verschiedene Pilze entwickeln, welche in das Röhrchen hineinwachsen. Daher ist auch die verhältnismäßig hohe Temperatur zu benutzen, welche den Bakterien eine schnelle Entwicklung ermöglicht. Wenn die Pilze allzu lästig waren, dann bedeckte ich die Wattestopfen mit Sublimatpapier. Ebenso können unter einer solchen Glocke Kulturen in Petrischalen geführt werden. Es ist unnötig, unter die Glocke besonders Sauerstoff zu leiten, da er in hinreichender Menge, aus der nicht verdrängten Luft stammend, vorhanden ist.

Die beiden Organismen haben in diesen Agarkulturen ein recht charakteristisches Aussehen. Beide Organismen will ich nach Jensen *Hydrogenomonas* nennen.

Das makroskopische und mikroskopische Aussehen der Agarkulturen ist folgendes:

1. *Hydrogenomonas vitrea* bildet ganz an der Oberfläche zarte zusammenhängende Häutchen, die sich von der Agaroberfläche selbst durch einen schwachen Wasserstrom herunterwaschen lassen. In Petrischalen ist der Agarnährboden vollständig mit diesen Kolonien bedeckt. Auf flüssigem Nährboden ziehen sich die zarten Häutchen an den Glaswänden empor. Unter der Oberfläche entwickeln sich die Kolonien auf Agar schlecht, erst wenn sie auf die Oberfläche gelangen, breiten sie sich aus. So kommt es, daß in Agarplatten, in welche das Impfmaterial vor dem Gießen gemischt war, die Kolonien mehr oder weniger im Zentrum gelb gekörnt sind. War der Keim der Kolonie ursprünglich an der Oberfläche, dann findet man kein besonders sichtbares Zentrum in der Kolonie. Daneben sind auch kleine gelbe Kolonien zu finden, die noch nicht an die Oberfläche gedrungen sind. An den Oberflächenkolonien sind charakteristisch die Falten in der Kolonie, die auf dem photographischen Bilde deutlich sind. Das ganze Aussehen der Kolonie ist ein durchscheinendes (daher der Name). Mikroskopisch sind die Zellenstäbchen bis zu 2 μ lang, von einer Gestalt, wie es die mikrophotographische Aufnahme zeigt. Charakteristisch sind die Schleimhäute, die die Lagerung der Zellen auf dem Gläschen bedingen. Trotz guter Reinigung der Gläschen und Durchziehen durch die Flamme ist es schwer, die einzelnen Zellen durch Reiben mit der Platinöse auseinander zu reißen. Es bildet sich ein netzförmiges Maschenwerk, dessen Fäden aus eng aneinander liegenden Zellen bestehen. Das Bild zeigt noch ein wenig diese Lagerung, obwohl das schon die am äußersten Rande gelegenen, also gelockerte Fäden sind. Übrigens sind auch Schleimhäute mikroskopisch sichtbar. Damit erklärt sich auch, daß der Organismus wenn auch zarte, doch zusammenhängende Häutchen bildet, und es scheint, daß die Rohkulturen die Konsistenz der Kahmhaut vor allem diesem Organismus verdanken.

2. *Hydrogenomonas flava* bildet auf Agar an der Oberfläche gelbe glänzende Kolonien, die besser am Nährboden haften und sich nicht so schnell ausbreiten wie der vorige Organismus. Auch unter der Oberfläche auf Agarplatten entwickeln sich die Kolonien

gut, jedoch sind sie dann mehr matt. Der Kolonierand ist scharf, die Kolonie glatt, d. h. ohne Falten, unter schwacher Vergrößerung erscheint sie etwas gekörnt. Mikroskopisch sind die einzelnen Zellen an Gestalt den vorigen ähnlich, doch etwas kleiner, bis zu 1,5 μ lang. Charakteristisch ist ihre Lagerung beim Ausbreiten auf dem Gläschen mit der Platinöse; sie lassen sich viel leichter voneinander trennen, als die Zellen des vorigen Organismus, wie dies auch aus der mikroskopischen Aufnahme ersichtlich ist. Damit stimmt auch die Tatsache überein, daß *H. flava* auf flüssigen Nährböden keine zusammenhängende Häutchen bildet, sondern nur dicke käseartige Fladen. Die rohe Kahmhaut verdankt diesem Organismus ihre Dicke. Öfters beobachtet man sowohl bei *H. vitrea* wie *flava* bisweilen körnige Gebilde an beiden Enden der Zelle. Es scheinen das plasmatische Ansammlungen vor dem Teilungsstadium zu sein, da mir die körnigen Gebilde verschieden groß erschienen, so daß in verschiedenen Zellen zwei zusammenhängende Zellen deutlich wahrnehmbar waren.

Gefärbt sind beide mikroskopischen Präparate mit Gentianaviolett-Anilin, denn merkwürdigerweise konnte ich jetzt die Präparate mit Karbolfuchsin nicht färben, während ich früher die rohe Kahmhaut mit diesem Farbstoff gefärbt habe. Sonst scheinen aber mikroskopisch die beiden Organismen von den Zellen der Kahmhaut nicht wesentlich abzuweichen. Ich hatte damals die Länge der Zellen der Rohkulturen auf 1,5 μ angegeben. Wenn ich jetzt für *H. vitrea* die Länge auf 2,0 μ setze, so sind das Abweichungen, welche leicht zu übersehen sind.

Bewegungen konnte ich an beiden Organismen der Agarkulturen nicht beobachten, doch will ich nicht behaupten, daß die Organismen nicht beweglich sind. Ich habe die Frage nicht weiter verfolgt. Doch auch in den Rohkulturen habe ich früher keine beweglichen Zellen beobachtet.

Die makrophotographischen Aufnahmen der beiden Kulturen hat Herr Prof. Dr. K. Miczyński ausgeführt, wofür ich den gebührenden Dank ausspreche. Besonders erwähnenswert ist der Umstand, daß das photographische Bild das makroskopische Aussehen der beiden Kulturen nicht ganz naturgetreu wiedergibt. *H. vitrea* ist nämlich viel zarter, durchscheinender, weniger augenfällig als die gelb glänzende *H. flava*. Jedoch sendet *H. vitrea* in größerer Menge chemisch wirksame Strahlen aus, zeigt auch eine deutliche Fluoreszenz. So kommt es, daß bei gleicher Expositions-

zeit, Lichtintensität, Plattenwirksamkeit *H. vitrea* wirksamer auf dem photographischen Bilde erscheint als *flava.* Um also *H. flava* einigermaßen deutlich sichtbar zu machen, wurde sie bedeutend länger exponiert als *H. vitrea.*

Die beiden Organismen sind also morphologisch gut charakterisiert. Sie sind auf gegossenen Agarplatten, welche mit einer einigermaßen durch Umimpfen gereinigten Kahmhaut beimpft worden sind, leicht, am besten mit bloßem Auge aufzufinden. Da natürlich zur Abimpfung nicht gerade dicht besäte Platten zu wählen sind, so kann es leicht vorkommen, daß auf der Platte sich nur der eine der beiden Organismen findet. Es sind daher mehrere Platten zu gießen; möglich ist es aber, daß man durch Impfstriche noch eher zum Ziele kommt, ich habe es nicht erprobt. Natürlich müssen die Platten einige Tage in einer Wasserstoff enthaltenden Atmosphäre bei einer Temperatur zwischen 30—34° C. gehalten werden.

Versuche mit Impfung der beiden Organismen auf mineralische Nährlösung ergaben folgendes Resultat. Wurde jeder der beiden Organismen allein in das übliche Reagensröhrchen auf mineralische Nährlösung geimpft und wurden diese Kulturen unter eine mit Wasserstoff und wenig Luft und etwas Kohlensäure gefüllte Glocke gebracht, so wie dies oben beschrieben ist, so entwickelten sich die Organismen, allerdings nicht in gleicher Weise, mehr oder minder gut. Falls aber die Impfung auf eine Nährlösung in einem Kolben vorgenommen wurde und dieser Kolben ausgepumpt und mit Knallgas und etwas Kohlensäure gefüllt wurde, dann blieb die Entwicklung aus, wenn die Organismen allein geimpft wurden. Wurden aber die beiden Organismen zusammen geimpft und derartigen Versuchsbedingungen ausgesetzt, dann fand eine üppige Entwicklung auf dieser mineralischen Nährlösung statt unter Kondensation des Gasgemisches.

Diese Beobachtungen bildeten den Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen.

Die Kulturbedingungen in den Röhrchen unter der Glocke und in den Kolben unterschieden sich vor allem wesentlich in der Zusammensetzung der auf die Organismen wirkenden Gasgemische. In den Röhrchen entwickelten sich die Organismen in einer verhältnismäßig wasserstoffreichen Atmosphäre, welche ein wenig Sauerstoff, bedeutend mehr Stickstoff neben etwas Kohlensäure enthielt. In den Kolben dagegen betrug die Sauerstofftension ca. $^1/_3$ des Atmosphärendruckes neben viel Wasserstoff und wenig

Kohlensäure und Stickstoff. Meine nächste Vermutung bezog sich auf den verschiedenen Sauerstoffgehalt, dem hier ein wesentlicher Einfluß auf die Organismen zukommen könnte. Ich suchte daher zunächst diese Frage aufzuklären.

III. Der Einfluß der Sauerstofftension auf die Wasserstoff oxydierenden Organismen.

Der Einfluß des Sauerstoffdruckes auf die beiden rein gezüchteten Organismen wurde in Kölbchen studiert, deren Form ich in der ersten Publikation beschrieben habe. Durch den in der Kolbenverengung ruhenden Wattebausch unter dem Gummistopfen wird Fremdinfektion vermieden. Der mit Quecksilber oder mit Glyzerin übergossene Gummistopfen leistet Gewähr für dichten Verschluß ebenso wie der am Zuleitungsrohr angebrachte Hahn mit Quecksilberverschluß. Das zweite zweimal rechtwinklig gebogene Rohr von Barometerlänge taucht in Quecksilber. Im Kolben endigen beide Röhren unmittelbar unter dem Gummistopfen.

Das 600 ccm fassende Kölbchen wurde mit 200 ccm Nährlösung gefüllt, sterilisiert, beimpft und dann mit dem entsprechenden Gasgemisch in der Weise gefüllt, daß zuerst durch den einen Arm eines ⊥-förmigen Teilungsrohres die Luft aus dem Apparat herausgepumpt und, wenn das Quecksilber in der anderen Verschlußröhre sich fast bis zur Barometerhöhe erhoben hatte, die Verbindung mit der Pumpe verschlossen und allmählich das Gas durch den anderen Arm in den Apparat hineingeleitet wurde. Dies wurde 3—5-mal wiederholt. Die Mischung der Gase wurde in einem gewöhnlichen Gasometer aus Blech hergestellt und das Gas bei der Füllung langsam durch Silbernitrat, Kaliumpermanganat in Bimsstein, konz. Schwefelsäure hindurchgeleitet. Nach der Füllung wurde das Kölbchen mit dem im Gummistopfen befindlichen Zuleitungsrohr, welches durch den Hahn verschlossen ist, sowie mit dem zweiten Rohr von Barometerlänge, welches in Quecksilber taucht, in den Thermostat, welcher ständig auf 33° C. eingestellt war, gestellt. So konnte die Entwicklung der Organismen nicht nur an der Trübung bezw. Hautbildung beobachtet werden, sondern es konnte direkt an dem Steigen der Quecksilbersäule das Verschwinden der Gase abgelesen werden.

Bei dieser Versuchsanordnung sind aber bedeutende Fehlerquellen nicht zu übersehen. Die Zusammensetzung des Gas-

gemisches, welches im Gasometer hergestellt wird, ändert sich im Laufe des Füllens der Kölbchen in dem Maße, als das Gasometer mit Wasser gefüllt wird. Für genaue Versuche hätte also aus jedem Kölbchen eine Gasprobe entnommen werden müssen; da mir aber eine entsprechende Quecksilberpumpe fehlte und ich nur schwer zu handhabende mit Quecksilber gefüllte Niveauflaschen hatte, so habe ich die Probeentnahme unterlassen. Es wurde also für eine Versuchsreihe höchstens eine Analyse ausgeführt, bisweilen wurde auch dies unterlassen; ich begnügte mich beim Füllen der einzelnen Gase, die einströmende Menge an dem am Gasometer angebrachten kommunizierenden Glasrohr abzulesen. Ein noch schwerer wiegender Fehler, auf den ich allerdings ziemlich spät aufmerksam wurde, besteht darin, daß die organischen Substanzen (Watte, Gummi) Sauerstoff verbrauchen und Kohlensäure produzieren, eine Fehlerquelle, auf die schon Godlewski hingewiesen hat und die Veranlassung zur Konstruktion eines nur aus Glas bestehenden Apparates gab. In einem Falle habe ich die Beobachtung gemacht, daß in einem solchen oben beschriebenen Kölbchen binnen zwei Monaten aller Sauerstoff, der ursprünglich 10 % des Gasgemisches ausmachte, verschwunden und dafür Kohlensäure produziert war, wobei sich die Quecksilbersäule nur unerheblich, um 4 cm, gehoben hatte, wohl infolge der größeren Löslichkeit der Kohlensäure.

Die vorgelegte Frage müßte also einwandsfrei mit viel präziseren Apparaten ausgeführt werden als diejenigen, welche mir zur Verfügung standen (etwa in Kölbchen nach Godlewski, mit einer guten Luftpumpe, besseren Mischgefäßen für Gas usw.). Gleichwohl habe ich durch diese mit starken Fehlern behaftete Versuchsmethodik die Frage des verschiedenen Verhaltens der Organismen unter den verschiedenen Kulturbedingungen im wesentlichen gelöst, wenn auch die Ziffern bei geeigneterer Versuchsmethodik gewissen Verschiebungen unterliegen dürften.

Das Resultat der angestellten Versuche war folgendes.

Zunächst wurde das vorhin erwähnte Ergebnis festgestellt. Die beiden reingezüchteten Organismen, zusammen geimpft auf eine anorganische Nährlösung von obiger Zusammensetzung (natürlich unter Weglassen des Agar-Agar), vermögen sich in einer Knallgasatmosphäre, welche also zu ca. $^1/_3$ aus Sauerstoff und zu ca. $^2/_3$ aus Wasserstoff neben 1—20 % CO_2 besteht, sehr gut zu entwickeln. Es wird dabei eine starke Trübung, zugleich aber auch eine üppige Kahmhaut beobachtet. Allerdings ist es mir schwer,

zu entscheiden, ob diese Kahmhaut von derselben Beschaffenheit ist wie in der Rohkultur; möglich ist es, daß bei dieser Kahmhaut eine stärkere Trübung auftritt als bei der Kahmhautbildung der Rohkultur. Es scheinen mir aber nicht in der Kahmhaut der Rohkultur andere Organismen als die beiden isolierten eine wesentliche Rolle zu spielen. Das Auftreten der Trübung unter der Kahmhaut wird wohl wesentlich durch die Schnelligkeit der Kahmhautbildung, welche durch das Zusammenwirken beider Organismen zustande kommt, bedingt, indem durch die Haut der Gaszutritt zu den tieferen Schichten abgeschnitten wird. Bei Impfung der fertigen Haut kann es vielleicht schneller zur Hautbildung kommen, als wenn beide Organismen aus gesonderten Kulturen geimpft werden und erst miteinander gewissermaßen verwachsen müssen, um die Haut zu bilden, doch habe ich nach dieser Richtung hin keine Versuche angestellt. Im übrigen findet aber ebenso wie in der Rohkultur auch bei dieser Kahmhautbildung der beiden reingezüchteten Organismen ein energischer Verbrauch der Knallgasatmosphäre statt; in wenigen Tagen beobachtete ich eine Hebung der Quecksilbersäule bis zu 62 cm Höhe. Dagegen vermochte sich in derselben Atmosphäre und derselben Nährlösung jeder der beiden Organismen, allein geimpft, nicht zu entwickeln. Die Flüssigkeit blieb ganz klar und die Quecksilbersäule hob sich auch nach Wochen nicht über 3 cm. An diesem Resultate änderte nichts, wenn der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre noch weiter herabgedrückt wurde, auf 20, 15,2 %, wie dies aus Tabelle I (S. 130/31)[1]) ersichtlich ist. Erst bei weiterer Depression des Sauerstoffgehaltes entwickeln sich die Organismen, jedoch mit großer Unregelmäßigkeit. *H. vitrea* entwickelte sich in einem Falle bei 13,4 % Sauerstoff, in zwei Fällen nicht, auch nicht bei 10 und 8 %. Doch bei 8,6 % war in allen drei Fällen eine deutliche Entwicklung wahrnehmbar, bei 7,1 % wiederum entwickelte sich dieser Organismus in zwei Fällen nicht, wohl aber in einem Falle. Ähnlich entwickelte sich *H. flava* bei einem Sauerstoffgehalt über 10 % nicht, erst zwischen 7—8 % findet Wachstum statt, doch dort überall regelmäßig. Stets war ein Parallelismus zwischen der eintretenden

1) Sofern in der Kolumne der Zusammensetzung des Gasgemisches runde Zahlen angegeben sind, insbesondere unter Vernachlässigung der Stickstoffangabe, da ist der Gehalt nur ungefähr nach der Ablesung im Gasometer beim Füllen der Gase angegeben. Sonst sind die Angaben nach ein oder zwei mit den Hempelschen Pipetten ausgeführten Analysen gemacht.

Trübung und dem beginnenden Steigen der Quecksilbersäule zu beobachten, ein Beweis dafür, daß die Entwicklung der Organismen in der Tat auf Kosten der Wasserstoffoxydation verläuft. Das Wachstum der beiden gesondert wachsenden Bakterien machte sich weniger durch Hautbildung als vielmehr durch starke Trübung der klaren Flüssigkeit bemerkbar. Doch auch in diesen flüssigen Nährböden waren die beiden Organismen gut voneinander zu unterscheiden. Die durch *H. vitrea* getrübte Flüssigkeit war mit einem zarten Häutchen bedeckt, welches sich an den Glaswänden mehrere Zentimeter hoch emporzog, während in der mit *H. flava* beimpften Nährlösung starke, käseartige gelbliche Fladen schwammen. Ob die bei *H. vitrea* beobachteten Unregelmäßigkeiten in der Beeinflussung des Organismus durch die Sauerstofftension auf die bei den Versuchen angewandten Apparate, insbesondere auf die Oxydation organischer Substanzen, Watte und Gummi, zurückzuführen ist, wodurch die Sauerstofftension unter die Grenze der schädlichen Wirkung herabgedrückt sein könnte, erscheint insofern fraglich, als bei der entsprechenden Kohlensäurebildung die Quecksilbersäule nicht so hoch steigen dürfte, als es tatsächlich z. B. bei einem Gehalt von 13,4 % Sauerstoff der Fall ist, die Säule ist bis auf 31,2 cm gestiegen. Übrigens finden wir bei *H. flava* ein regelmäßigeres Verhalten. Nicht unwahrscheinlich scheint mir daher die Erklärungsweise, daß erst nach längerer Zeit nur einige Zellen von *H. vitrea* den hohen Sauerstoffgehalt überwinden, und erst unter deren Schutze findet weiteres Wachstum statt; der Prozeß, einmal in Gang gebracht, geht schnell vonstatten, nicht mehr sichtbar durch den Sauerstoffgehalt behindert. Bei einem Gehalt von 2,7 % Sauerstoff entwickeln sich beide Organismen schnell; eine nachteilige Wirkung ist nicht mehr zu beobachten. Bei einem minimalen Gehalt von 0,1 % Sauerstoff war keine Entwicklung wahrnehmbar. Wir haben darin einen deutlichen Beweis dafür, daß die Aktivierung des Wasserstoffes unter den obwaltenden Verhältnissen nur in Gegenwart von freiem Sauerstoff möglich war. Wie übrigens aus dem verschiedenen Stande der Quecksilbersäule zu entnehmen ist, findet nur soweit eine Kondensation der Gase statt, als es der Sauerstoffgehalt erlaubt. Wie ich mich in mehreren Fällen nach Beendigung des Versuches durch Gasanalysen überzeugte, war aller Sauerstoff verschwunden, während Kohlensäure in erheblichen Mengen vorhanden war. Es wäre besonders mit Rücksicht auf die Beobachtungen Lebedeffs zu untersuchen, ob der freie Sauerstoff

Tabelle

Der Einfluß der Sauerstoffspannung auf die Wasserstoff

Hydrogenomonas vitrea

Nr.	Zusammensetzung der Atmosphäre in Prozent				Versuchsdauer in Tagen	Beobachtungen der Entwicklung	
	H	O	CO_2	N		Nährlösung	Stand der Hg-säule in cm
1	60	30	10	—	30	klar	0
2	75	20	5	—	30	„	0
3	68,7	12,3	10,1	8,9	30	Trübg. kaum sichtb. (?)	3,2
4 a	56,1	15,2	26,3	2,4	30	—	—
b	56,1	15,2	26,3	2,4	30	klar	0
c	56,1	15,2	26,3	2,4	30	—	—
5 a	62,5	13,4	20,9	3,2	30	klar	0
b	62,5	13,4	20,9	3,2	30	„	0
c	62,5	13,4	20,9	3,2	17	Starke Trübung	31,2
6	80	10	10	—	30	klar	0
7 a	90	8	2	—	30	klar	0
b	90	8	2	—	30	„	0
8 a	84,0	7,1	2,7	6,2	30	klar	0
b	84,0	7,1	2,7	6,2	30	Trübung kaum sichtb.	—
c	84,0	7,1	2,7	6,2	29	Beginn einer starken Trübung	16 (Steigen beginnt am 34. Tage)
9 a	—	8,6	2,1	—	43	Starke Trübung tritt am 34. Tage ein	21,0
b	—	8,6	2,1	—	43		21,0
c	—	8,6	2,1	—	43		21,0
10	84,5	2,7	10,3	2,5	7	Starke Trübung	8,7
11	91,4	1,0	4,6	3	—	Schwache Trübung	3,0
12	89,9	0,4	6,8	2,9	—	klar	0
13	86,9	0,1	9,6	34	—	„	0

durch Nitrate ersetzt werden kann. In einigen Fällen habe ich dem Gasgemische eine größere Menge Kohlensäure zugefügt in der Vermutung, daß vielleicht nicht allein die Sauerstoffspannung an und für sich auf den Organismus von Einfluß ist, sondern das Verhältnis von Kohlensäure zu Sauerstoff eine wesentliche Rolle spielen könnte, indem nämlich dadurch vielleicht das Verhältnis von Aufbau und Abbau beeinflußt werden könnte; allein diese Vermutung scheint sich nicht bestätigt zu haben, worauf die Versuche 6 und 19 hinweisen, und doch hat ein Gehalt von 10% CO_2 nicht schädlich

I.
oxydierenden Organismen in einer Minerallösung.

Hydrogenomonas flava

Nr.	Zusammensetzung der Atmosphäre in Prozent				Versuchsdauer in Tagen	Beobachtungen der Entwicklung	
	H	O	CO_2	N		Nährlösung	Stand der Hg-säule in cm
14	60	30	10	—	30	klar	0
15	75	20	5	—	30	„	0
16	68,7	12,3	10,1	8,9	30	Trübung kaum sichtb.	6,3
17 a	56,1	15,2	26,3	2,4	30	—	—
b	56,1	15,2	26,3	2,4	30	klar	0
c	56,1	15,2	26,3	2,4	30	—	—
18 a	62,5	13,4	20,9	3,2	30	—	—
b	62,5	13,4	20,9	3,2	30	klar	0
c	62,5	13,4	20,9	3,2	30	—	—
19	80	10	10	—	—	klar	0
20	90	8	2	—	6	Starke Trübung	15,5[1])
21 a	84,0	7,1	2,7	6,2	9	Starke Trübung tritt am 3. Tage ein	16,0
b	84,0	7,1	2,7	6,2	9		16,0
c	84,0	7,1	2,7	6,2	9		16,0
22	84,5	2,7	10,3	2,5	7	Starke Trübung	7,4
23	86,9	0,1	9,6	3,4	30	klar	0

gewirkt, wie die Versuche 10 und 22 zeigen. Wenn in der Tat bei 5 % eine günstige Wirkung der Kohlensäure sich geltend zu machen scheint, so ist dies vielleicht auf ein Phänomen physikalischer Natur zurückzuführen, indem bei diesem Kohlensäuregehalt der Sauerstoff sich in der Nährflüssigkeit weniger löst.

Die beiden Wasserstoff oxydierenden Organismen sind also auf eine bedeutend niedrigere Sauerstofftension gestimmt, als sie

1) Am Ende des Versuches bestand der Rest des Gases aus: 6,7 % CO_2, 0,0 % O, 87,1 % H, Rest N.

in dem Knallgasgemisch geboten wird. Es wird also damit verständlich, daß sich einzeln jeder Organismus in dieser Atmosphäre nicht entwickeln kann. Die Grenze der schädlichen Wirkung dürfte ungefähr 7—8 % Sauerstoff bei Atmosphärendruck liegen. Worin die Ursache dieser Erscheinung zu suchen ist, ist schwer zu erraten; doch ist wohl besonders hervorzuheben, daß z. B. *H. vitrea* in manchen Fällen sich auch bei etwas höherem Sauerstoffgehalt, doch nach längerer Zeit, entwickeln konnte. Wenn aber beide Organismen in Gemeinschaft miteinander auch in der Knallgasatmosphäre gute Entwicklungsbedingungen finden, so kann dies offenbar nur auf eine besondere symbiotische Wechselwirkung zurückzuführen sein. Die nähere Kenntnis dieser Symbiose dürfte auch zur Aufklärung der schädlichen Wirkung höherer Sauerstofftension auf die beiden Organismen beitragen. Vor allem dürfte vielleicht das Verhalten der Organismen organischen Stoffen gegenüber geeignet sein, der Aufklärung jener Erscheinungen näher zu kommen.

IV. Die heterotrophe Ernährung der Wasserstoff oxydierenden Mikroorganismen.

Das Studium des Verhaltens Wasserstoff oxydierender Mikroorganismen gegenüber organischen Stoffen ist auch besonders deshalb von Bedeutung, weil es in erster Linie zur Aufklärung der Mechanik dieser Wasserstoffoxydation führen kann. Als Quelle des für die biologische Wasserstoffoxydation notwendigen Kohlenstoffmaterials dient die Kohlensäure, wie es schon von mir nachgewiesen worden ist[1]). Zunächst wird es also von Interesse sein, zu erfahren, ob die gebildeten Stoffe wieder von den Organismen zerstört werden können, ob ferner überhaupt organisches Material von ihnen verarbeitet werden kann. Ferner war es wichtig, festzustellen, ob die Gegenwart freien Wasserstoffes für diese Organismen eine notwendige Lebensbedingung ist.

Die zur Erledigung dieser beiden letzten Fragen dienenden Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß der üblichen mineralischen Nährlösung (ohne Agar-Agar) verschiedene organische Substanzen meist in einer Konzentration 0,1 oder 1,0 % zugesetzt wurden. Die Nährlösungen, in gewöhnlichen Reagensgläsern sterilisiert, wurden mit den Reinkulturen in einem mit Wasserdampf

1) A. a. O., S. 925.

vorher gereinigten Raum beimpft. Die Kulturen wurden dann in gewöhnlicher Atmosphäre in einem Thermostat bei 33° C. gelassen.

Das Ergebnis der mit verschiedenen organischen Substanzen angestellten Versuche ist in Tabelle II wiedergegeben. Diese Versuche sind während der zwei Jahre zu verschiedenen Zeiten ausgeführt worden. Manche Stoffe, deren Nährwert zweifelhaft erschien, wurden bis 5 mal wiederholt, stets mit 3—5 Röhrchen, so daß also Irrtümer bei diesen Versuchen wohl ausgeschlossen sind.

Tabelle II.

Heterotrophe Ernährung der Wasserstoff oxydierenden Organismen.

Organische Verbindung	Konzentration in %	*Hydrogenomonas vitrea*	*Hydrogenomonas flava*
		Beobachtungen der Entwicklung	Beobacht. der Entwicklung
Glukose	0,1—5,0	sehr starke Trübung	sehr starke Trübung
Rohrzucker	1,0	sehr starke Trübung	sehr starke Trübung
Rohrzucker + Pepton	R. = 3 P. = 1	sehr starke Trübung	sehr starke Trübung, doch schwächer als in den zwei ersten Fällen
Maltose	1	sehr starke Trübung	sehr starke Trübung
Mannit	1	sehr starke Trübung	sehr starke Trübung
Asparagin	0,1	sehr schwache Trübung	deutliche Trübung
Asparaginsäure	0,1	schwache Trübung	deutliche Trübung
Na-acetat	0,1	in einigen Kulturen ist keine Entwicklung bemerkbar, in anderen eine schwache	—
	1,0		gute Entwicklung
Calacticum	1,0	Lösung bleibt klar	starke Trübung
K-butyrat	0,1	—	gute Entwicklung
	1,0	schwache Entwicklung sichtbar	Lösung bleibt klar
K-tartrat	0,1; 1,0	Lösung bleibt klar	starke Trübung
K-succinat	1	in einigen Kulturen ist keine Entwicklung bemerkbar, in anderen eine schwache	schwache Trübung
Na-formiat	0,1	Lösung bleibt klar	sehr schwache Trübung
	1,0	Lösung bleibt klar	Lösung bleibt klar
K-malat	0,1	Lösung bleibt klar	sehr schwache Trübung
Apfelsaures K	0,1	Lösung bleibt klar	gute Entwicklung
	1,0	Lösung bleibt klar	Lösung bleibt klar
K-citrat	1,0	Lösnng bleibt klar	Lösung bleibt klar
Traubensäure	1,0	Lösung bleibt klar	Lösung bleibt klar
Laevulinsäure	1,0	Lösung bleibt klar	Lösung bleibt klar
Carbamid	1,0	Lösung bleibt klar	Lösung bleibt klar
K-humat	0,03; 0,1	Lösung bleibt klar	Lösung bleibt klar
Agar-agar	1,5	sehr schwache Entwicklung	sehr schwache Entwicklung

Zunächst ist es bemerkenswert, daß Stoffe, welche im allgemeinen für heterotrophe Mikroorganismen eine gute Nährquelle bilden, auch die beiden Wasserstoff oxydierenden Organismen vorzüglich zu ernähren vermögen, so: Rohrzucker, Glukose, Maltose, Mannit. Hinsichtlich der übrigen untersuchten Verbindungen ist zunächst ein verschiedenes Verhalten der beiden Organismen auffallend. *H. vitrea* ist wählerischer als *flava*. Eine ganze Anzahl von Stoffen (Tartrat, Laktat, Formiat, Malat, äpfelsaures Salz) gewähren dem *H. flava* z. T. recht gute Ernährungsbedingungen, während sich *H. vitrea* auf ihnen nicht zu entwickeln vermag. *H. flava* scheint aber besonders empfindlich zu sein gegen die Konzentration der Nährstoffe, von denen manche in 1-proz. Lösung schon schädlich wirkten, dagegen in 0,1 % die Entwicklung ermöglichten. Merkwürdigerweise waren zahlreiche Stoffe, welche sonst als gute Nährquellen gelten, vollständig ungeeignet den einen oder den anderen Organismus zu ernähren, besonders ist hier Carbamid, Citrat, äpfelsaures Salz, Laktat zu erwähnen, während das Asparagin, asparaginsaures Salz, Acetat *H. vitrea* schlecht ernährten. Acetat und Succinat erscheinen für *H. vitrea* als zweifelhafte Nährquelle; trotz zahlreicher Wiederholungen mit reinen Kulturen war das Resultat bald positiv, bald negativ.

Morphologisch machte sich auch auf diesen organischen Nährböden der Unterschied in dem Wachstum beider Organismen in derselben Weise bemerkbar, wie ich es bereits bei den Versuchen mit anorganischem Nährboden beschrieben habe.

Vor allem fehlen also für das Studium der heterotrophen Ernährungsweise Untersuchungen darüber, in wieweit die Organismen das selbst hergestellte organische Material verarbeiten können und welcher Art die gebildeten Stoffe sind.

Ferner war es in mancher Hinsicht interessant zu wissen, ob die beiden Organismen sich mit den organischen Stoffen auch anaerob behelfen können. Ich habe nur eine 1-proz. Glukoselösung unter Zusatz der üblichen anorganischen Nährsalze zu diesen Versuchen verwandt. Trotz großer Sorgfalt sind die Resultate nicht gerade befriedigend. Zunächst überzeugte ich mich, daß bei Anwendung von Glukose sehr geringe Sauerstoffmengen genügen, um eine starke Trübung hervorzurufen. Ich verwandte daher zu den Versuchen Buchnersche Kölbchen, welche zu $^3/_4$ mit alkalischer Pyrogallollösung gefüllt waren. Die reichlich beimpften Kulturröhrchen wurden in die Kölbchen hineingestellt. Die gut ver-

schlossenen Kölbchen wurden dann einen Tag bei Zimmertemperatur belassen, dann erst einer Temperatur von 33° C. ausgesetzt. Trotz mehrfacher Wiederholung dieser Versuche war das Resultat niemals eindeutig. Sowohl bei dem einen wie dem anderen Organismus entwickelte sich ein Teil der Kulturen, ein anderer Teil aber nicht; und doch halte ich Fehler bei der Impfung, insbesondere Fremdinfektion für ausgeschlossen. Wenn aber Wachstum beobachtet wurde, so war die Trübung nur an der Oberfläche wahrzunehmen, in den unteren Schichten war die Flüssigkeit ganz klar.

Ich glaube also aus den Versuchen doch den Schluß ziehen zu dürfen, daß beide Organismen obligate Aeroben sind, denen auf der Glukoselösung eine äußerst geringe Menge Sauerstoff zur Entwicklung genügt.

Dieses Resultat scheint mir nicht nur mit Rücksicht auf die Physiologie der Organismen, sondern auch für die von O. Jensen[1]) berührten Fragen der Phylogenese der Mikroorganismen von Bedeutung. Wiewohl die Hypothese Jensens einer fundamentalen Auseinandersetzung darüber bedarf, ob die verschiedenen an Bakterien beobachteten Erscheinungen wirklich auf entwicklungsgeschichtliche Basis zurückzuführen sind, so scheint es in der Tat bemerkenswert zu sein, daß auch die Wasserstoff oxydierenden Mikroorganismen wie bis jetzt alle prototrophe Bakterien Aerobionten sind.

Aus den Ernährungsversuchen mit organischen Stoffen ersehen wir, daß die beiden Wasserstoff oxydierenden Organismen sich auch ohne freien Wasserstoff heterotroph zu ernähren vermögen; sie sind anscheinend zu so fundamental verschiedener Ernährungsweise befähigt, wie es sonst bei keiner Gruppe von Organismen bis jetzt beobachtet worden ist. Aus dem Verhalten verschiedenen organischen Stoffen gegenüber zeigt sich, daß die beiden untersuchten Organismen auch physiologisch recht bemerkenswerte Unterschiede zeigen.

V. Der Einfluß organischer Verbindungen auf die Oxydation des Wasserstoffs.

Der Einfluß organischer Verbindungen auf die Wasserstoffoxydation könnte sich in verschiedener Weise äußern. Von guten Nährstoffen wäre es zu erwarten, daß sie auf den Wasserstoff schützend wirken. Ferner wäre es von Interesse, zu erfahren, ob

1) Centralbl. f. Bakt., Bd. 22, S. 305.

die zur Wasserstoffoxydation notwendige Kohlensäure ersetzt werden könnte. Schließlich wäre noch der Einfluß organischer Verbindungen auf die Schädlichkeit höherer Sauerstofftension zu erforschen.

Allerdings sind diese Fragen von mir nicht eingehend behandelt worden, sondern ich habe nur einige orientierende Versuche angestellt.

Die schützende Wirkung guter Nährstoffe habe ich leider nur an dem einen Organismus, *H. vitrea,* studiert. Es wurden mit der Reinkultur drei Nährlösungen beimpft, 0,5 % Glukose, Mannit, Acetat unter Zusatz der üblichen anorganischen Nährsalze. Die Kölbchen wurden mit einem Gasgemisch ungefähr folgender Zusammensetzung gefüllt: 75 Teile Wasserstoff, 15 Teile Sauerstoff, 10 Teile Kohlensäure. In allen drei Kölbchen machte sich schon am dritten Tage eine starke Trübung bemerkbar. Doch hob sich die Quecksilbersäule in der auf Glukose gewachsenen Kultur gar nicht, in der Mannitkultur stieg sie bis 11,5 cm, in der Acetatkultur bis auf 18,5 cm. Bei Gegenwart eines so wertvollen Nährstoffes, wie es die Glukose ist, wird der Wasserstoff durch die Glukose geschützt. Aller disponible Sauerstoff wird zunächst für die Glukoseoxydation verbraucht. Da Mannit schon anscheinend ein Nährstoff geringeren Wertes ist, so wurde in dieser Kultur ein Teil des Wasserstoffes verbraucht, worauf das Steigen der Quecksilbersäule hinweist. In noch höherem Grade gilt dies vom Acetat, das für *H. vitrea* eine sehr schlechte Nährstoffquelle bildet.

Zugleich mit diesen drei Kölbchen wurden drei ähnliche Kölbchen mit demselben Organismus beimpft, nur mit einem anderen Gasgemisch gefüllt, welches ungefähr aus 85 Teilen Wasserstoff und 15 Teilen Sauerstoff bestand. Die Atmosphäre war völlig frei von Kohlensäure, da in die Kölbchen je ein Röhrchen mit konz. Kalilauge eingehängt wurde.

Die mit Zucker gefüllte Nährlösung trübte sich stark und die Quecksilbersäule hob sich auf 21 cm. Dagegen fand in der Mannit- und Acetatlösung keine Entwicklung statt. Die Lösungen blieben ganz rein, die Quecksilbersäule hob sich nicht. Das Resultat ist äußerst merkwürdig. Es scheint daraus hervorzugehen, daß die zur Wasserstoffoxydation notwendige Kohlensäure weder durch Mannit noch durch Acetat ersetzt werden kann. Es bliebe aber aufzuklären, warum in einer derartigen Atmosphäre Mannit nicht als Nahrung dienen kann. Vielleicht ist auch zur Verarbeitung organischen Materials Kohlensäure notwendig(?). Dieser Versuch bedarf also

der Nachprüfung. Wenn auch trotz der Gegenwart des Röhrchens mit Kalilauge auf Glukose gute Entwicklung des *H. vitrea* und eine Oxydation von Wasserstoff stattgefunden hat (denn der hohe Stand der Quecksilbersäule ist nicht durch bloße Kohlensäureabsorption erklärbar), so ist vielleicht diese Erscheinung so zu erklären, daß die aus der Glukose gebildete Kohlensäure nicht schnell genug entfernt, sondern zur Wasserstoffoxydation verwandt wurde.

Nicht ohne Einfluß scheinen aber auch die organischen Stoffe zu sein, welche keinen Nährwert für die beiden Organismen haben. Gleich am Anfang der Versuche mit Reinkulturen überzeugte ich mich, daß auf einem Agarnährboden mit den üblichen Mineralsalzen, auf welchem an der Luft die Organismen sich sehr kümmerlich entwickeln, jeder allein gut in einer Knallgasatmosphäre gedeiht; die hohe Sauerstofftension war also hier ganz unschädlich. So hat denn *H. flava* in einer solchen Kultur in wenigen Tagen die Quecksilbersäule auf 47,5 cm, *H. vitrea* auf 40,2 cm gehoben.

Wie die Schädlichkeit höherer Sauerstofftension durch die Gegenwart verschiedener organischen Verbindungen, welche zum Teil gar keinen, zum Teil nur einen äußerst notdürftigen Nährwert für die betreffenden Organismen darstellen, beeinflußt wird, zeigt Tabelle III (S. 138/39).

Die Versuche sind alle unter Benutzung einer Knallgasatmosphäre ausgeführt worden. Es zeigte sich also, daß Stoffe, welche in gewöhnlicher Atmosphäre die sonst zu heterotropher Lebensweise veranlagten Organismen nicht oder nur sehr schlecht zu ernähren vermögen, die schädliche Wirkung höherer Sauerstoffspannung aufheben können. Es wird eine so vollständige Kondensation des Gasgemisches erzielt, wie ich es sonst besser mit dem Gemisch beider Organismen nicht beobachtet habe. Allerdings auffällig erscheint der stark verzögerte Beginn der Entwickelung und der Kondensation der Gase, zudem bei großer Unregelmäßigkeit der Parallelkulturen, ohne daß eine äußere Ursache dafür verantwortlich zu machen wäre. Wenn aber einmal der Prozeß begonnen hat, dann geht die Entwickelung der Organismen ebenso wie die Kondensation der Gase schnell vor sich, ähnlich wie wir es schon bei der Wirkung der an die schädliche Grenze reichenden Sauerstoffmengen beobachtet haben. Bei Anwendung von Malat und Formiat vergingen bisweilen zwei Wochen, ohne daß irgend eine Entwickelung sichtbar gewesen wäre; dann trübte sich plötzlich die Flüssigkeit, und meistens war in 2—4 Tagen alles disponible

Tabelle

Der Einfluß einiger organischen Verbindungen auf die Wasserstoff-

Hydrogenomonas vitrea

K-tartrat = 0,1 %				K-malat = 0,1 %			Na-formiat = 0,1 %			
Versuchsdauer	Stand der Hg-säule in cm			Versuchsdauer	Stand der Hg-säule in cm		Versuchsdauer	Stand der Hg-säule in cm		
	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3		Nr. 1	Nr. 2		Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3
In 11 Tagen	56,3			18. XII.	geimpft		7. I.	geimpft		
				31. XII.	Beginn der Entwicklung		12. I.	8		
							13. I.	24,5		
In 9 Tagen		45,0		1. I.	17	21	14. I.	51,5		
23. V.			geimpft	2. I.	26	28	15. I.	51,5	8,0	
27. V.			6,1	3. I.	31	38	16. I.		17,5	7,0
28. V.			14,0	4. I.	41	50	17. I.		32,5	17,0
29. V.			17,5	5. I.	49,5	54	18. I.		39,5	43,0
30. V.			29,0	6. I.	53,5	53,5	19. I.		39,5	44,0
2. VI.			33,0	7. I.	54,0	53,5				

Gas verschwunden. Dagegen wirkte die in einem Falle verwandte Humatlösung ganz anders, schon am vierten Tage fand deutliche Entwickelung und eine erhebliche Kondensation der Gase statt.

Diese Erscheinungen scheinen dafür zu sprechen, daß die geimpften Zellen bei Verwendung von Formiat, Malat während der langen Zeit vor der Entwickelung gewisse Umwandlungen des organischen Materials vollführen, die ihnen das Wachstum ermöglichen, Umwandlungen, welche in Humatlösungen anscheinend leichter stattfinden, wenn wir annehmen, daß alle drei Stoffe in gleicher Weise wirken. Vielleicht liegt die Ursache der günstigen Wirkung der untersuchten Stoffe in der Kohlensäureabspaltung, durch welche die Zellen in eine sauerstoffärmere Atmosphäre versetzt werden als die ursprünglich gebotene.

Durch organische Verbindungen, welche für die Organismen einen Nährwert haben, wird der freie Wasserstoff mehr oder weniger geschützt. Doch auch organische Verbindungen, welche nicht als Nährquelle dienen können, sind nicht ohne Einfluß auf die Wasserstoffoxydation, indem nämlich die für die Organismen schädliche Wirkung höherer Sauerstoffspannung aufgehoben wird. Dieser Tatsache dürfte eine wesentliche Rolle für das weitere Studium dieser Organismen zukommen, indem sie vielleicht zur Aufklärung der symbiotischen Wechselwirkung beider Organismen führen wird.

III.
oxydation in einer mit Kohlensäure versetzten Knallgasatmosphäre.

Hydrogenomonas flava

K-malat = 0,1 %			Na-formiat = 0,1 %			K-humat = 0,03 %	
Versuchsdauer	Stand der Hg-säule in cm		Versuchsdauer	Stand der Hg-säule in cm		Versuchsdauer	Stand der Hg-säule in cm
	Nr. 1	Nr. 2		Nr. 1	Nr. 2		
18. XII.	geimpft		7. I.	geimpft		23. V.	geimpft
4. I.	8,5	4,0	15. I.	10,5		27. V.	20,4
5. I.	35,5	8,0	16. I.	38,0		28. V.	31,7
6. I.	59,6	14,0	17. I.	42,5		29. V.	41,2
7. I.		42,5	22. I.		11,0	30. V.	67,0
8. I.		42,5	23. I.		42,5		

VI. Der Mechanismus der Wasserstoffoxydation.

Mit der Kenntnis der beiden beschriebenen Organismen haben wir einen neuen Beweis dafür, daß anorganische Stoffe als Quelle von Betriebsenergie für Organismen dienen können. Das Studium dieser neuen Organismen dürfte aber deshalb unser besonderes Interesse erwecken, weil es uns aus methodischen Rücksichten Aussichten bietet, die Mechanik des Atmungsprozesses und vielleicht auch die Nutzbarmachung der daraus gewonnenen Betriebsenergie kennen zu lernen.

Wenn seit mehreren Jahren zahlreiche Untersuchungen vorliegen, welche gewisse Teilprozesse der Atmungsvorgänge klargelegt haben, indem besonders Betriebsenergie liefernde Prozesse bei Mikroorganismen auf Enzymwirkung zurückgeführt worden sind, und in letzter Zeit das Studium dieser Fragen auch auf höhere Pflanzen erweitert worden ist, so scheint doch die wichtigste Frage, wie die bei jenen Prozessen frei werdende Energie vom Organismus ausgenutzt wird, fast vollständig außerhalb des Bereiches der Diskussion zu liegen. Seitdem Pfeffer[1]) die Grundlagen für eine Energetik der Pflanze geschaffen hat, sind die Studien besonders in experimenteller Richtung wenig gefördert worden.

1) W. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Leipzig 1892.

Insbesondere fehlt mit Rücksicht auf die Kenntnis der Atmungsvorgänge jeglicher Aufschluß darüber, ob die chemische Energie in eine andere Energieform transformiert wird und erst so für die verschiedenen Zwecke des Organismus (mechanische Leistungen, Synthesen usw.) nutzbar gemacht wird, oder ob sie als solche vom Organismus ausgenutzt wird und erst nach den materiellen Umwandlungen gleichsam der Überschuß an Energie als Wärme oder in anderer Form nach außen entweicht. Die zweite Möglichkeit, daß also Atmungsvorgänge mit den übrigen Lebensfunktionen durch chemische Reaktion verkettet sind, wäre wohl am ehesten einer experimentellen Prüfung zugänglich, eine Annahme, welche der Pflügerschen Atmungshypothese zugrunde liegt. Besonders geeignet wären für das Studium dieser Fragen die prototrophen Organismen, welche anorganische Körper als Betriebsmaterial benutzen und damit organische Körper aufbauen; und in dieser Gruppe scheinen Wasserstoff oxydierende Organismen aus methodischen Gründen besondere Vorteile zu bieten. Diese Studien sind an der Hand prototropher Organismen besonders auch deshalb aufzunehmen, weil ihre Existenz gegen die Pflügersche Hypothese zu sprechen schien.

Wie erwähnt, ist die in die Sphäre dieser Probleme fallende Frage, ob bei Wasserstoff oxydierenden Organismen der Wasserstoff unmittelbar mit dem Sauerstoff in Verbindung gesetzt wird, sowohl von Kaserer wie Lebedeff in den Vordergrund ihrer Untersuchungen geschoben worden, wie mir scheint, zum Schaden ihrer Arbeit; denn aus Mangel an Kenntnis zwar allgemein weniger wichtiger, doch für die Physiologie der Organismen wesentlicher Eigenschaften ist es schwer, die Identität der von ihnen untersuchten Organismen festzustellen.

Und gerade in dem wichtigsten Punkte stehen sich die beiden Autoren diametral gegenüber. Lebedeffs Argument ist, worauf ich schon hingewiesen habe, nicht stichhaltig. Besonders mit Rücksicht auf die Möglichkeit der heterotrophen Ernährung neige ich zu der Ansicht, daß die Kohlensäure durch den Wasserstoff reduziert und erst das gebildete Produkt oxydiert wird, wobei aber nicht die Bildung einer bestimmten Art von Produkten, etwa Kohlenoxyd oder Formaldehyd, gefordert zu werden braucht, umso weniger als diese besonders charakteristisch sein müssen für besondere Gruppen von Organismen, wie es Kaserer annimmt. Ohne einen derartigen Schematismus anzunehmen, glaube ich, daß vom Plasma verschiedene

organische Stoffe aus Kohlensäure und Wasserstoff gebildet und in verschiedener Weise verbraucht werden, nach Maßgabe der jeweiligen Konstellationen in den Plasmateilchen.

Vielleicht finden die Oxydationsprozesse der übrigen prototrophen Organismen in ähnlicher Weise statt. Es wäre z. B. von Interesse, Versuche darüber anzustellen, ob z. B. die Schwefelbakterien den Schwefelwasserstoff in eine organische Schwefelverbindung überführen und diese unter Schwefel- bezw. Schwefelsäureabspaltung oxydieren, ob jener Schwefelwasserstoff durch irgend eine organische Schwefelverbindung ersetzt werden kann, anderseits ob normalerweise die Schwefelbakterien neben den Oxydationsprodukten des Schwefelwasserstoffes auch Kohlensäure bilden, die allerdings nur intermediär auftreten könnte, um sofort wieder verarbeitet zu werden. Derartige Fragen, weiter verfolgt, könnten uns wesentliche Beiträge zur Kenntnis der Atmungsvorgänge liefern.

VII. Zusammenfassung.

Die Wasserstoff oxydierenden Bakterien habe ich bis jetzt unter Feststellung folgender Ergebnisse untersucht:

1. In der Knallgasatmosphäre bei Gegenwart von Kohlensäure entwickelt sich nach Impfung mit Erde auf mineralischer Nährlösung eine Kahmhaut, welche Wasserstoff unter Kohlensäurereduktion oxydiert; diese Kahmhaut besteht aus zwei morphologisch wie physiologisch verschiedenen Stäbchenbakterien: *Hydrogenomonas vitrea* und *flava*.

2. Jeder dieser Organismen vermag sich allein in der Knallgasatmosphäre nicht zu entwickeln, wohl aber beide zusammen unter Kondensation der Gase.

3. Die Ursache der Entwickelungshemmung jedes der beiden Organismen in der Knallgasatmosphäre beruht in der hohen Sauerstoffspannung. Die Grenze der schädlichen Wirkung liegt ungefähr bei 53 mm Druck.

4. Die beiden Organismen sind auch zu heterotropher Lebensweise befähigt. Jedoch liegen zwischen beiden Organismen deutliche Unterschiede in den Ernährungsansprüchen. *Hydrogenomonas vitrea* vermag sich auf einer Reihe von Stoffen nicht zu entwickeln, die für *H. flava* genügende Ernährungsbedingungen bieten.

5. Durch organische Verbindungen, welche für die Organismen einen Nährwert haben, wird der freie Wasserstoff mehr oder weniger geschützt. Organische Verbindungen, welche nicht als Nährquelle dienen können, können dennoch die für die Organismen schädliche Wirkung höherer Sauerstoffspannung beseitigen. Eine Entwicklung ist in Anwesenheit dieser Stoffe selbst in der Knallgasatmosphäre möglich.

6. Der Mechanismus der Wasserstoffoxydation scheint mir in der Weise zu erfolgen, daß aus Wasserstoff und Kohlensäure organische Substanz gebildet wird, die der Oxydation anheimfällt. Jedoch bedarf diese Annahme einer experimentellen Bestätigung.

Dublany, den 8. Mai 1910.

Erklärung der Tafel-Figuren.

Fig. 1. Rand der Kahmhaut einer Rohkultur, im Jahre 1906 photographiert und im Bull. de l'acad. des Sc. de Cracovie publiziert. 5 tägige Kultur. Das mit Karbolfuchsin stark gefärbte Präparat wurde mit Hilfe der Zeiß'schen Ölimmersion $^1/_{12}$ photographiert. Länge der einzelnen Individuen auf 1,5 μ geschätzt.

Fig. 2. *Hydrogenomonas vitrea.* Reinkultur auf Agar-Agar. 4 tägiges Präparat, mit Anilin-Gentianaviolett gefärbt, mit Zeiß'schem Apochromat photographiert. Länge der Individuen auf 2 μ geschätzt.

Fig. 3. *Hydrogenomonas flava.* Reinkultur auf Agar-agar, 4 tägig. Das Präparat in gleicher Weise gefärbt und mit demselben Apparat aufgenommen wie Fig. 2. Länge der Individuen auf 1,5 μ geschätzt.

Fig. 4. *Hydrogenomonas vitrea.* Makroskopisches Bild der Reinkultur auf Agar in einer Petrischale. 4 tägig.

Fig. 5. *Hydrogenomonas flava.* Kultur in gleichen Bedingungen gewachsen wie die Kultur der Fig. 4, doch bei der photographischen Aufnahme länger exponiert als Fig. 4.

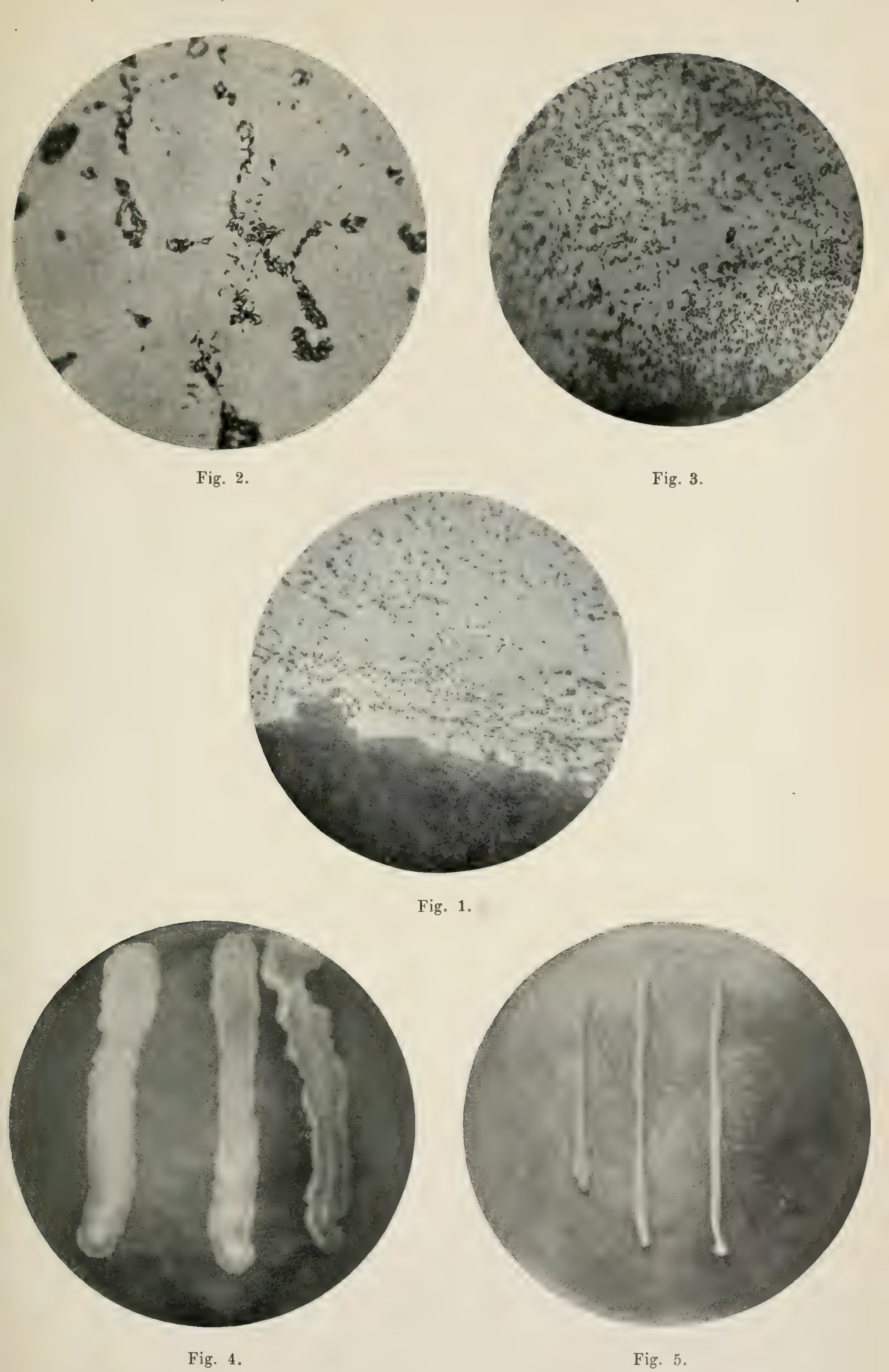


Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 1.

Fig. 4. Fig. 5.



Über die Veränderungen im anatomischen Bau der Wurzel während des Winters.

Aus der Abteilung für Pflanzenkrankheiten des Kaiser-Wilhelms-Instituts für Landwirtschaft in Bromberg.

Von

Menko Plaut.

Mit Tafel IV u. V.

Paul Siedler[1]) gibt an, daß zwar die subepidermalen Schichten einiger Wurzeln der Koniferen oft eine erhebliche Resistenz gegen konzentrierte Schwefelsäure zeigen, „doch komme den Zellen des Rindengewebes eine bestimmte Differenzierung hinsichtlich der Anordnung und des Inhaltes nicht zu". Ich habe vor kurzem gezeigt[2]), daß jene äußeren Partien der Wurzelrinde eine wichtige histologische Eigenschaft besitzen, die dadurch besonders interessant erscheint, daß sie einige Familien stets aufweisen, während sie bei anderen fehlt. Legen wir die mit Eau de Javelle vorbehandelten Querschnitte verschiedener Gymnospermenwurzeln in Sudanglyzerin, so finden wir, daß die Wurzeln der Cycadeen, der meisten Taxaceen, der Cupressineen und Taxodieen in der äußeren Rinde ein oder mehrere Schichten besitzen, deren Zellmembranen sich mit dem Reagens rot färbende Suberinlamellen erkennen lassen. Wir nennen diese Schichten Intercutis (s. Krömer S. 32[3]). Im Gegensatz zu den oben erwähnten Familien fehlt sie in der Regel den Abietineen und Gnetaceen. Während echte Intercutisbildung den Pteridophyten vollkommen abgeht — sie kommt nur Selaginellaceen zu, die auch eine besondere Stellung durch die zuweilen vorkommende Tertiärendodermis einnehmen (vergl. Mager, S. 26ff.) — findet sie sich

---

1) Paul Siedler, Über den radialen Saftstrom in den Wurzeln. Cohns Beitr. zur Biologie der Pflanzen, V. Bd., 1892, S. 421.

2) M. Plaut, Untersuchungen über die physiologischen Scheiden der Gymnospermen, Equisetaceen und Bryophyten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, Heft 2.

3) K. Krömer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Stuttgart 1903, Bibl. bot. Bd. 59.

also recht verbreitet unter den höher als diese entwickelten Gymnospermen. Die Art ihres Vorkommens spricht dafür, daß nicht sowohl die Lebensweise der Gewächse, als wie die Phylogenie ihr Auftreten beeinflußt, ebenso wie das Vorkommen von Primär-, Sekundär- und Tertiärendodermis phylogenetisch bedingt zu sein scheint. Die Eusporangiaten, die Marattiaceen und Ophioglossaceen weisen nach den Untersuchungen von Rumpf und Baesecke ebenso wie die ältesten Leptosporangiaten, z. B. *Osmunda*, *Todea* und *Trichomanes* Primärendodermis auf. Die Auflagerung der Suberinlamelle auf die Primärmembran der Endodermis ist für sämtliche Gymnospermen charakteristisch, sie gleichen in dieser Beziehung den jüngeren Farnen der leptosporangiaten Reihe. Die von Rumpf (S. 29) z. B. bei *Struthiopteris germanica*, *Alsophila australis* und *Onoclea sensibilis* beobachtete halbseitige Auflagerung der Suberinlamellen kommt ihnen nicht mehr zu. Wie sich weiter herausgestellt hat, kann die Abnahme der Breite des Casparyschen Streifens nicht als phylogenetisches Merkmal angesehen werden, wie das Rumpf noch annahm.

Es hat sich nun gezeigt, daß Zellen mit Korklamellen auch bei einer großen Reihe von Formen im Winter in der Wurzelhaube angetroffen werden. Nachdem H. Müller[1]) im Marburger Institut die Erscheinungen der Metacutisierung der Wurzelspitze bei einer Anzahl ausdauernder Monokotyledonen gefunden hatte, sie aber bei einjährigen Pflanzen nicht nachweisen konnte, fand ich[2]) diese Verhältnisse, viel schöner und mannigfaltiger in den Typen, bei den Gymnospermen ausgeprägt. Ich muß bezüglich der Einzelheiten auf die Arbeit selbst verweisen. Die Entwicklungsgeschichte und Einzelheiten für eine bestimmte Pflanze habe ich in derselben kaum erörtert. Deshalb habe ich in diesem Winter meine Untersuchungen an *Taxus baccata* fortgesetzt. Bei der Wurzelspitze der Eibe habe ich den Typus III festgestellt: Eine Intercutis ist vorhanden, es wird eine Verbindung durch metacutisierte Zellen mit der Sekundärendodermis hergestellt, außerdem setzen sich die metacutisierten

1) Hch. Müller, Über die Metacutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monocotyledonen. Bot. Zeit. 1906.

2) Leider sind in meiner erwähnten Arbeit einige sinnstörende Druckfehler. Ich bitte zur Besprechung der Gymnospermen die Figuren-Erklärung auf S. 184, nicht die Texthinweise heranzuziehen. S. 156 muß es statt *Pinus Pinsapo* *Abies Pinsapo* heißen, auf S. 184 ist zu berichtigen, daß die Suberinlamelle bei Fig. 12, nicht bei Fig. 13 zu sehen ist. Auf S. 149 muß bei II. *Podocarpus* gestrichen werden. S. 185 Z. 3 lies mehrschichtiges.

Wurzelhaubenzellen an die Intercutis an. Dieser Fall ist der komplizierteste.

Zunächst noch einige Bemerkungen über den Bau einer älteren *Taxus*-Wurzel. Wir haben hier ein einschichtiges, distinktes Primitivepiblem (s. Plaut S. 132, 146) mit verholzten äußeren Tangential- und Radialwänden; dasselbe wird oft abgestoßen; darunter befindet sich eine ein- bis zweischichtige Intercutis, deren Zellen eine verholzte Primärmembran und eine aufgelagerte Suberinlamelle zeigen. Läßt man Wurzelquerschnitte von *Taxus* 12 Stunden in Eau de Javelle, so heben sich die Suberinlamellen faltig von der Primärmembran ab. Dann folgt meist eine Reihe von Zellschichten mit endotropher *Mycorrhiza* (s. von Tubeuf[1]), p. 43). Die Intercutiszellen sind stets frei vom Pilz. Leider konnte ich bei Burgeff[2]) keine genauen Angaben finden, wie sich die von ihm untersuchte *Mycorrhiza* der Orchideen zur Intercutis verhält. K. Skibata[3]) schreibt: „Einige der äußersten Zellschichten der Knöllchen von *Podocarpus chinensis* und *P. Nageia* beherbergen meist keine oder nur spärliche, derbe Pilzfäden, die eine ungemein dicke Wand besitzen.“ *Podocarpus chinensis* besitzt keine Intercutis, wir können also anscheinend nicht ohne weiteres schließen, daß es die Intercutis ist, welche die Pilzbildung in den äußeren Schichten verhindert. H. v. Alten[4]) bemerkt, daß verkorkte Lamellen den Pilzhyphen unüberwindbare Schranken zu sein scheinen, während verholzte Membranen von ihnen durchbohrt werden.

Mit welchem Stoff die Verdickungen der *Φ*-Zellen, die außerhalb der Endodermis liegen, imprägniert sind, ist zweifelhaft, da zwar die von Reinke beschriebene Veränderung mit Äther eintritt, dagegen die Harzreaktionen fehlschlagen. Mit Phloruglucinsalzsäure werden dieselben intensiv rot, mit Anilinsulfat gelb, mit salzsaurem Dimethylamidoazobenzol (s. p. 150) rot, mit Sudanglyzerin, Indophenol und Gelbglyzerin tritt keine Färbung ein. Mit den erwähnten Holzreagentien, insbesondere mit dem ersten und dritten, habe ich beobachtet, daß die Verdickungen sich nach voraus-

1) von Tubeuf, Die Haarbildungen der Coniferen. Forstl. naturwissenschaftl. Zeitschrift, 1896.

2) Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909.

3) K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. Pr. 1902, Bd. 37, S. 645.

4) H. v. Alten, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln nebst Bemerkungen über Wurzelthyllen, Heterorhizie und Lentizellen, 1908, S. 97.

gegangener kurzer Eau de Javelle-Behandlung nicht gleichmäßig tingieren. Man sieht die Mittellamelle intensiv kirschrot gefärbt, dann eine Partie, die sich etwas schwächer färbt, und schließlich ganz außen zwei Schalen, die farblos bleiben (s. Tafel IV, Fig. 4). Die Primärmembran ist 0,3 μ dick, der sich färbende Teil 4,7 μ, der farblose (eine Schalenhälfte) 3,9 μ. Manchmal kann in die unverholzte Partie eine oder mehrere verholzte Lamellen eingelagert sein.

Es fiel mir bei Sudanpräparaten auf, daß ab und zu eine Metacutisierung auch in den Φ-Zellen eintreten kann (übrigens können auch einzelne metacutisierte Zellen in der übrigen Rinde sich finden. Auf einem Querschnitt einer *Taxus*-Wurzel fand ich 56 metacutisierte Rindenzellen, abgesehen von der Intercutis). Dann sieht man eine feine Suberinlamelle über die Verdickungen hinweglaufen. Die eben erwähnte Tatsache ist keineswegs leicht zur Beobachtung zu bringen, aber bei Anwendung von Immersion kann man sich schon davon überzeugen. Auf einem Querschnitt durch einen etwas älteren Teil der Wurzel habe ich höchstens 1—2 solcher metacutisierter Φ-Zellen gesehen; sie sind aber keine Regel und liegen, soviel ich beobachten konnte, nicht an bestimmten Stellen. Unter der Φ-Zellenschicht liegt die Sekundärendodermis. Die Suberinlamelle ist mit alkoholischer Kalilauge verseifbar; färbt man mit Scharlachglyzerin und setzt dann konz. Schwefelsäure zu, wobei die Flüssigkeit sich intensiv blau färbt, so werden die Suberinlamellen eine Zeitlang blau, während die Kohlenhydratlamellen in Lösung gehen. Mit konz. Glyzerin lassen sich Korkstoffe nicht ausschmelzen.

I. Über die Metacutisierung der *Taxus*-Wurzelspitze.

A. Biologisches.

Am 4. Dezember 1909 besorgte ich mir von einem Freilandexemplar von *Taxus baccata* Wurzeln. Strasburger[1]) schreibt schon 1872, S. 343: „Bei *Taxus* ist die Grenze zwischen den aufgelockerten Periblemmänteln, d. h. der eigentlichen Wurzelhaube und den sich noch fortteilenden lebenskräftigen Teilen des Periblems schärfer als in den anderen Fällen und wird an dieser Stelle roter Farbstoff ausgeschieden; er erscheint schon dem unbewaffneten Auge als rotumschriebener Fleck an der Wurzelspitze.“ Dieser intensiv braune Fleck zeigt uns schon makro-

1) E. Strasburger, Coniferen und Gnetaceen, Jena 1872.

skopisch die Metacutisierung an, allerdings meist schon im entwickelten Stadium. Stärkere Braunfärbung ist oft an den Wurzelkappen zu erkennen. Ich fand zu der oben angegebenen Zeit nicht so viel metacutisierte Spitzen als ich gedacht hatte. Es war vom 1. bis 4. Dezember durchschnittlich 3,4° warm. Im vorigen Jahre hatte ich im Dezember in Marburg die Metacutisierung reichlich beobachtet. Daß in diesem Jahr ein zeitliches späteres Eintreten der Metacutisierung als im vergangenen wahrscheinlich ist, kann aus der Verschiedenheit der beiden Winter[1]) schon geschlossen werden.

Vergleichstabelle der Winter 1908/09 und 1909/10 für Bromberg[2]).

Monat	Temperaturmittel		Normal	Abweichung vom normalen Temperaturmittel	
	Winter 1908/09	Winter 1909/10		Winter 1908/09	Winter 1909/10
Oktober	7,2	10,1	7,9	— 0,7	+ 2,3
November	— 0,2	+ 1,5	2,3	— 2,6	— 0,8
Dezember	— 3,3	+ 0,8	— 1,1	— 2,2	+ 1,9
Januar	— 3	+ 0,6	— 2,8	— 0,2	+ 0,8
Februar	— 4,5	+ 2,3	— 1,7	— 2,8	+ 4,0
März	— 0,2	+ 2,7	+ 1,2	— 1,4	+ 1,5

Temperaturmittel des Winters 1908/09 . . .	— 0,65	Abweichung	— 1,633°
" " " 1909/10 . . .	+ 3	"	+ 1,12°
" normal	+ 0,983		
" von Oktober—Dezemb. 1908/09	+ 1,56	"	— 1,47°
" " " " 1909/10	+ 4,13	"	+ 1,1°
" normal	+ 3,03		

In der ersten Woche des Februars nahm ich wieder Wurzeln und fand jetzt zahlreiche mit den braunen Käppchen versehen. Einige entstammten einem vereisten Erdklumpen.

B. Untersuchungsmethode.

Während ich bei meiner ersten Arbeit größtenteils nur Rasiermesserschnitte von mit Alkohol konserviertem Material anfertigte, dieselben mit Eau de Javelle behandelte und mit Sudanglyzerin färbte, konservierte ich die *Taxus*-Wurzelspitzen in Chromessigsäure, brachte dieselben nach Passage der Alkoholreihe (25, 35, 45

1) Ich verdanke die folgenden Daten Herrn Dr. Treibig, dem Leiter der Wetterdienststelle zu Bromberg.

2) Für Marburg liegen die Verhältnisse in dieser Hinsicht ähnlich wie für Bromberg.

bis 100 %) in Paraffin und schnitt sie mit dem Mikrotom (6 μ). Wenn wir es auch bei allen Suberinlamellen wahrscheinlich mit einer Einlagerung von fettartigen Stoffen verschiedener Zusammensetzung zu tun haben (s. Kügler[1])), da sie verseift werden können und sich mit sämtlichen Fett färbenden Stoffen ebenfalls deutlich machen lassen, so ist doch bekannt, daß diese Korkstoffe oft in Alkohol, Xylol und Chloroform unlöslich sind. Ebenso werden die Suberinlamellen der Eibenwurzel durch Fettlösungsmittel nicht verändert.

Alle Schnitte von einer Serie wurden aufgeklebt mit Ausnahme von 3—4, die ungefähr Medianschnitte waren. Die letzteren wurden im Uhrschälchen mit Xylol aufgefangen, in Wasser überführt, mit Eau de Javelle und Sudan behandelt. Alle übrigen kamen aus Wasser oder besser aus 50 % Alkohol ohne Eau de Javelle-Behandlung in Sudanglyzerin, und zwar wurde das Reagens auf den Objektträger gegeben und das Deckglas aufgesetzt. Einstellen der Schnitte in eine Sudanlösung bewährte sich aus mir unerfindlichen Gründen schlecht, auch als die Lösung auf 40 ° gehalten wurde. Die metacutisierten Zellen färben sich ebenso wie die Intercutis und die Sekundärendodermis nach wenigen Minuten in der Kälte. Dann wurden die Schnitte, nachdem sie am besten bis zum nächsten Tag mit Sudanglyzerin bedeckt waren, in das neue Mayersche Hämalaun[3]) gebracht. Neuerdings verwende ich auch Eisenhämatoxylin-Eosin (sehr verdünnt) mit folgender Glyzerinbehandlung; die Präparate werden in Glyzerin aufbewahrt und abgeschlossen mit dem sehr praktischen venetianischen Terpentin (vergl. Lee und Mayer, 1907, S. 246). An Stelle von Sudan kann man mit gutem Erfolge auch Gelbglyzerin verwenden.

C. Entwicklungsgeschichte der Metacutisierung.

Das erste Stadium der Metacutisierung, das ich fand, ist Taf. IV Fig. 1 dargestellt; es ist erst eine Schicht an den Flanken, zwei Schichten an der Spitze umgewandelt; ein Anschluß an die Inter-

1) R. Kügler, Über das Suberin. Inaug.-Diss. Straßburg 1884, S. 43, dazu Kroemer, l. c. p. 2 ff.

2) Ich stelle jetzt Sudanglyzerin auf folgende Weise her. Sudan wird auf dem Wasserbad in heißem Alkohol gelöst, die konzentrierte Lösung wird filtriert und ihr dasselbe Volumen konz. reines Glyzerin zugesetzt, event. dann nochmals filtriert. Diese Flüssigkeit färbt schon in der Kälte innerhalb weniger Minuten Suberinlamellen. Auf dieselbe Weise habe ich mir hergestellt Gelbglyzerin, Indophenol, Scharlach, Orlean, Fettblau.

3) Vgl. Behrens, Tabellen, 1908, S. 113.

cutis ist zu beobachten, wenn auch noch Embryonalintercutiszellen vorhanden sind. Die Sekundärendodermis reicht noch nicht bis zu dem Spitzenabstand, den sie später erreicht. Ich fand auch die Sekundärendodermzellen nicht auf dem ganzen Umfang bis zu diesem Abstand gleichmäßig entwickelt; wie man aus der Fig. 1 ersieht, reichten sie auf der linken Seite weiter nach der Spitze hin, als auf der rechten. In einem weiteren Stadium findet man mehr Reihen von metacutisierten Zellen, immer wieder an der Spitze mehr als an den Flanken, darüber gelagert meist eine Schicht von Zellen ohne Suberinlamellen. Vielfach sind die metacutisierten Zellen auf den beiden Flanken kleiner als an der Spitze. Plasma und Zellkerne sah ich in ihnen an den nach obiger Methode angefertigten Präparaten nur in seltenen Fällen. Versuche, durch Plasmolyse den Plasmaschlauch nachzuweisen, habe ich noch nicht angestellt. Die innerste metacutisierte Schicht ist auch durch braune Inhaltsstoffe meist intensiver gefärbt, als die anderen umgewandelten Zellen. Die Endodermis reicht in diesem Stadium bis zu einem Spitzenabstand von 664 μ.

An den beiden Enden der metacutisierten Wurzelhaube, in der Richtung AB, sieht man einen Pfropfen von metacutisierten Zellen sich bilden, der nach dem Ende der Endodermis hin gerichtet ist. Ein ähnlicher Pfropf bildet sich später auch in der Nähe des Endstückes der Endodermis. Diese beiden Pfropfen vergrößern sich, indem immer mehr Rindenzellen eine Suberinlamelle erhalten. In diesem Stadium sieht man einzelne Rindenzellen, welche weder mit dem Außen- noch mit dem Innenpfropf in Verbindung stehen, metacutisieren. Bald darauf bildet sich das Zwischenstück vollständig aus, indem es erst einreihig in der Mitte wird und schließlich aus zwei, drei, ja vier metacutisierten Zellagen besteht (siehe Fig. 7, 8). Der Unterschied in der Menge des Plasmainhaltes zwischen nicht metacutisierten Zellen und denen, die es sind, ist sofort in die Augen springend.

Wir haben es hier sicherlich mit einer Regulierung der physiologischen Ernährungsverhältnisse zu tun. Die Verbindung des Zentralzylinders und der reichlich Plasma und große Zellkerne enthaltenden Initialzone ist offensichtlich leichter als die Verbindung mit der Rindenpartie, die nach allen Seiten hin abgeschlossen wird. Warum gerade *Taxus* eine solch eigentümliche Einrichtung aufweist, während andere Koniferen viel einfachere Abschlußtypen besitzen, ist vorläufig noch vollkommen unklar. Jetzt schon biologische Deutungsversuche zu unternehmen, ist zwecklos, so lange wir diese

ganzen Verhältnisse so wenig kennen, und wir ständig auf ganz neue Typen stoßen können. Die Funktion des Zwischenstückes ist vorläufig genau so rätselhaft, wie die jenes metacutisierten Zellstranges, den ich in so großer Verbreitung im Zentralzylinder der Koniferennadel nachgewiesen habe[1]). Jedenfalls müssen wir versuchen, ob wir die Faktoren, die zu beiden Bildungen führen, ermitteln können.

Noch einige Bemerkungen über die einzelnen bei *Taxus* vorkommenden metacutisierten Zellen. Die Primärmembran ist verholzt (Anilinhydrochlorat, Phloroglucinsalzsäure). Dann folgt die Suberinlamelle, die sich aber hier nur selten faltig abhebt; nach 13stündiger Eau de Javelle-Behandlung sieht man auch hier die Wellung.

Ein instruktives Präparat erhält man, wenn die mit Sudanglyzerin gefärbten Schnitte in Anilinsulfat untersucht werden. Verholzung und Verkorkung ist dann deutlich zu erkennen. Ich habe eine Reihe von Fettreagentien auf ihre Brauchbarkeit zur Suberinfärbung geprüft, weil ich glaube, daß es mit ihnen möglich sein wird, die verschiedene Zusammensetzung der Suberinlamellen in den Geweben derselben Pflanze sinnfällig zu machen[3]). Bekanntlich verhalten sich die Korksubstanzen recht verschieden in bezug auf ihre Schmelzbarkeit in Glyzerin und sind mit alkoholischer Kalilauge verschieden rasch verseifbar, indem sie bald nichtlösliche, bald schnellösliche Produkte geben. Auch gegen Eau de Javelle sind sie sehr verschieden resistent (vgl. z. B. die Zusammenstellung für die Suberinlamellen verschiedener Farne bei Baesecke, S. 65 und van Wisselingh[2]), 1892).

Als ein sehr schönes Reagens kann ich Dimethylamidoazobenzol empfehlen; dasselbe wurde zuerst von A. Meyer[4]) zur Fettfärbung bei Bakterien benutzt. Lagersheim[5]) verwendete es zur Färbung von Cuticula und cutisierten Lamellen (über die Her-

---

1) Plaut, a. a. O., S. 127.

2) C. van Wisselingh, Sur la lamelle subéreuse et la cutine. Extrait des Archives Néerlandaises, Tome XXVI, 1892, p. 305—353.

3) Während Sudan und Scharlach die Cuticula und die radiale Primärmembran der Epidermis von der Nadel von *Pinus silvestris* etwa gleich gut färben, ist die Affinität des erstgenannten Reagens zur metacutisierten Platte und zu den metacutisierten Steinzellen größer.

4) A. Meyer, Über Geißeln, Reservestoffe, Kerne und Sporenbildung der Bakterien. Flora, Bd. 86, 1899, S. 433.

5) G. Lagersheim, Nagla nya kork reagens. Svensk Farmaceutisk Tiedskrift 1902.

stellung desselben siehe S. 148). Das Reagens gibt eine schöne Gelbfärbung der Suberinlamellen der Intercutiszellen, der metacutisierten Wurzelhaubenzellen und der Endodermzellen. Später (verschieden nach der Konzentration der Lösung) färben sich auch die verholzten Zellwände mehr oder weniger gelb. Doch kann man verholzte und verkorkte Lamellen unterscheiden, wenn man den Tropfen Gelblösung mit einem Tropfen verdünnter Salzsäure mischt; es entsteht augenblicklich das prachtvoll fuchsinrot aussehende Salz, dessen Lösung die Eigenschaft besitzt, nur die verholzten Membranen intensiv rot zu färben. Ich habe tadellose Resultate bei der Prüfung der Gefäße und anderer verholzter Teile von Taxus, der Zuckerrübe, der Nadel von *Pinus silvestris*, der Maiswurzel und der Kartoffelknolle erhalten. Auch für den Nachweis des Casparyschen Streifens ist dasselbe ebenso brauchbar, wie Methylenblaulösung und Phloroglucin. Der Streifen in den Endodermzellen der oberirdischen Achse von *Equisetum silvaticum* war damit gut sichtbar. Selbst im Sekundärzustand der Endodermis von *Taxus baccata* war derselbe leicht zu erkennen. Einige Wochen hält sich die Färbung mindestens. Die Präparate wurden jedesmal mit einem mit Anilinsulfat und einem mit Phloroglucin gefärbten Schnitt verglichen. Setzt man Ammoniak hinzu, so verschwindet die Rotfärbung und die gelbe Farbe tritt hervor. Diese ist dann geeignet, wieder die Suberinlamelle zu färben; doch färben sich auch die verholzten Teile gelblich.

Weiter wurde das von Sonntag[1]) empfohlene Orlean ausprobiert. Die Sudanpräparate geben bessere Präparate, wenigstens bei den von mir untersuchten Objekten. Daß der Zusatz von Alkali zur Scharlachlösung die Rotfärbung der Suberinlamelle intensiver macht, konnte ich nicht beobachten. Herxheimer[2]) hat denselben für die Fettfärbung empfohlen. Indophenol färbt auch Holz (mit Sudan-Indophenol kann man brauchbare Doppelfärbungen erzielen); etwas weniger hält Lignin das von Lagersheim angewandte Fettblau (Merk) zurück.

1) Sonntag, Über Orlean, einen neuen Korkfarbstoff. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, 1907.

2) G. Herxheimer, Über Fettfarbstoffe. Deutsche medizin. Wochenschrift, Bd. 27, 1901, Nr. 36, S. 607—609.

II. Über die Metacutisierung der Dicotylen-Wurzelspitze.

Nachdem schon früher die Vermutung nahe lag, daß die Metacutisierung der Wurzelspitze auch bei Dicotylen vorkommen könne (denn Kroemer konnte die Erscheinung entgangen sein, da er nicht speziell auf diesen Punkt sein Augenmerk richtete), so wurde ich durch eine Bemerkung Wolperts[1]) veranlaßt, der Frage näher zu treten. „Die Wurzelanschwellungen der Erlen bilden korallenförmige, kurze vielverzweigte Ästchen, die an ihrer Spitze durch einen Vegetationspunkt wachsen und sich gabelartig verzweigen und oft zu faustgroßen, knollenartigen Komplexen vereinigt sind. Sie sind oft von einer Korkhaut bedeckt, welche auch den Vegetationspunkt umzieht."

Ich untersuchte daraufhin Wurzelspitzen der Keimlinge von Erlen, Buchen, Birken und Eichen, die im Februar konserviert wurden. Herr Professor Büsgen von der Forstakademie in Münden hatte die Liebenswürdigkeit, mich mit verschiedenem Material zu versehen, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen Dank ausspreche. Ich fand bei *Alnus glutinosa* an nach obiger Methode angefertigten Präparaten im Bereich der Wurzelhaube ohne jeden Zweifel eine ein- bis zweischichtige Zone von metacutisierten Zellen; die Metacutisierung hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem *Cycas*-Typus, den ich in Pringsheims Jahrbüchern, T. VI, Fig. 28 gezeichnet habe. Ich gebe hier die Abbildung eines Längsschnittes durch eine Erlenwurzel; leider ist hier der mediane Schnitt der Serie, der in Sudanglyzerin beobachtet wurde, bei der Färbung mit Hämatoxylin verloren gegangen. Ebenso konnte ich die Erscheinung an einer Reihe von mit dem Rasiermesser geschnittenen Wurzeln, die übrigens mit dem Binokular ausgesucht wurden, von *Fagus silvatica, Quercus sessiliflora* und *Betula alba* sicher feststellen. Man kann sich leicht ein Habitusbild verschaffen, wenn man ein kleines, möglichst dünnes Wurzelästchen mit einer Reihe von Seitenwurzeln in einem Uhrschälchen mit Eau de Javelle kocht, dann in salzsäurehaltigem Wasser wäscht und schließlich auf eine Stunde oder länger in Sudanglyzerin legt.

Über die Metacutisierung der dicotyledonen Wurzelspitze, die hiermit für einige Fälle sicher festgelegt ist, werde ich später, wenn ich mehr Fälle untersucht habe, eingehend mit zugehörigen Zeichnungen berichten[2]).

---

1) Josef Wolpert, Die Mycorrhizen von *Alnus alnobetula.* Flora 1909, p. 60.

2) Herr Professor Meyer machte mich, als diese Arbeit bereits im Druck war, auf eine Arbeit Kroemers (Geisenheimer Berichte 1907 Verlag von Parey S. 182 ff.)

III. Allgemeine Folgerungen.

Bis jetzt sind also nur Fälle der Metacutisierung der Wurzelspitze bekannt bei Pflanzen, welche perennieren. Es ist natürlich sehr interessant zu erfahren, ob ihnen allen jene Erscheinung zukommt, ob es Ausnahmefälle gibt, oder ob sie großen Gruppen prinzipiell fehlt, während sie bei anderen sich findet. Gibt es noch mehr Typen als die bisher bekannten, was lehrt uns eine vergleichende Entwicklungsgeschichte der Erscheinung? Kann diese künstlich auch durch äußere Einflüsse hervorgebracht werden[1]) oder tritt sie periodisch auf als innere Korrelationserscheinung? Unsere Notizen über die Zeit des Auftretens und Verschwindens sind noch fragmentarisch. Veranlaßt plötzlich eintretende Kälte des Bodens die Bildung von metacutisierten Zellen? Kann die durch die Eisbildung veranlaßte Trockenheit des Bodens sie bewirken? Tritt sie auch in Wasserkultur auf, auch wenn das Medium höhere Temperaturen aufweist? Tritt sie bei verschiedenen Pflanzen zur selben Zeit ein, oder ist sie so verschieden wie die Blütezeit? Tritt sie bei den Familien gleichzeitig ein? Gibt es prinzipielle Unterschiede in der Physiologie der Erscheinung bei Gymnospermen, Monocotylen und Dicotylen? Wenn es mir auch unwahrscheinlich vorkommt, so müßte doch insbesondere bei den Baumfarnen, den Selaginellen und *Isoetes* nachgesehen werden.

Weiter soll festgestellt werden, wie sich die metacutisierte Wurzel physiologisch von der nicht metacutisierten unterscheidet. Es ist notwendig festzustellen, ob sie überhaupt geotropisch reagiert und wenn, ob die Reizzeit dieselbe ist? Wie reagiert sie chemotropisch, galvanotropisch? Wie verhält sie sich, wenn die Spitze vor Ausbildung der Metacutisierung weggeschnitten und wie, wenn sie später abgenommen wird? Auch wissen wir nicht, ob alle Wurzelspitzen einer Pflanze im Winter sich so ändern oder nur einige (die Spitzen der jüngsten Nebenwurzeln metacutisierten jedenfalls).

„Über die Bewurzelung der Rebe" aufmerksam. Kroemer beschreibt hier die Metacutisierung der Wurzelspitze der Rebe. Die Erscheinung tritt nach seinen Beobachtungen im Spätherbst ein.

1) Daß die Endodermisbildung durch äußere Faktoren beeinflußt werden kann, haben Pethybridge (1899) und Gerneck (Diss. Göttingen 1902, S. 41) gezeigt. Die Zellen der Endodermis von der Mais- und der Weizenwurzel waren in destilliertem Wasser viel stärker verdickt als in der Nährlösung. Die Endodermis der Weizenwurzel verdickt unter dem Einfluß von Chloriden, KNO_3 und KH_2PO_4 ihre Wandungen, während $Ca(NO_3)_2$ die schwächste Verdickung aufweist.

Ob die aufgestellten vier Typen sich bewähren werden, oder ob, nachdem erst mehr Formen, insbesondere auch entwicklungsgeschichtlich auf alle diese Fragen hin untersucht sind, beispielsweise ob Typus IV (eine Intercutis ist vorhanden, es wird eine Verbindung durch metacutisierte Zellen mit der Sekundärendodermis hergestellt; ein Anschluß an die sich ziemlich spät bildende Intercutis findet nicht statt) wegfallen kann, indem der Anschluß noch gefunden wird, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen. Daß auch die genauere Kenntnis des Eigenschutzes der Pflanze im Winter einen Einfluß auf die Behandlung der Kulturpflanzen während der kalten Periode gewinnen kann, ist wahrscheinlich. Wir werden auf diese Weise einen Einblick in die Physiologie der Ruheperiode erhalten, so daß auch unsere Vorstellungen über die Rolle der Wurzeln während des Ablaufes pflanzlicher Entwicklung sich noch weiter klären werden.

Figuren-Erklärung.

Die Zeichnungen 2, 4, 5, 6 wurden mit dem Abbeschen, die übrigen mit dem großen Edingerschen Apparat (Winkel) aufgenommen. Mit Ausnahme von Fig. 3 beziehen sich alle auf in Chrom-Essigsäure konserviertes Wurzelmaterial von *Taxus baceata*.

Tafel IV.

Fig. 1. Anfangsstadium der metacutisierten Wurzelhaube. An der Spitze zwei Schichten, an den Seiten eine metacutisiert, Sekundärendodermis, von dem Verbindungsstück ist noch nichts zu sehen. Hämalaun-Sudanglyzerin.

Fig. 2. Intercutiszellen in der Aufsicht.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von *Alnus glutinosa*. An der Spitze zwei, an der Seite eine Zellschicht metacutisiert.

Fig. 4. Φ-Zellen mit angrenzender Sekundärendodermis, Eau de Javelle, Sudanglyzerin, Anilinsulfat. *a* Mittellamelle, *b* verholzter, *c* unverholzter Teil.

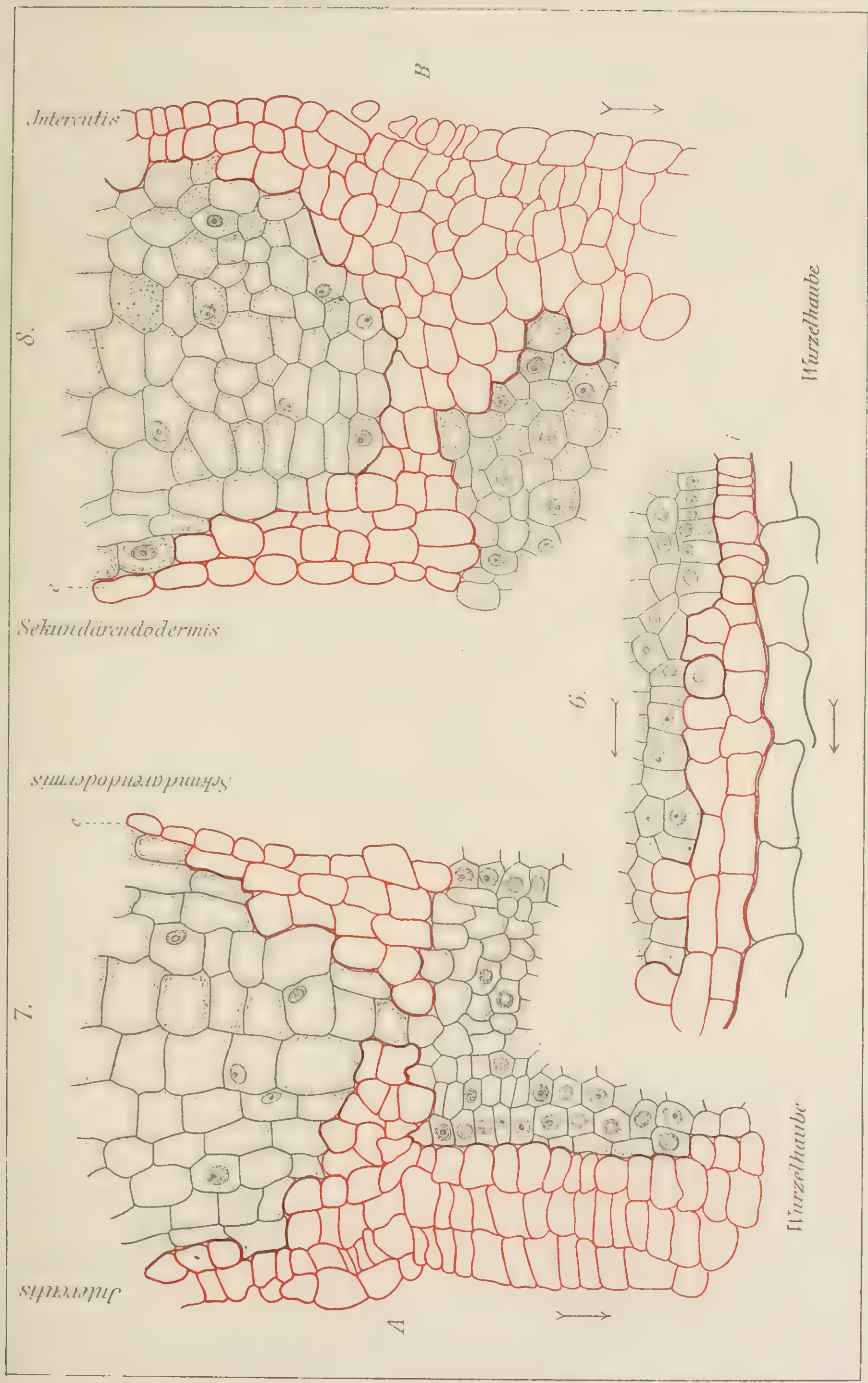
Fig. 5. Membran einer metacutisierten Wurzelhaubenzelle, Primärmembran und Suberinlamelle, Behandlung wie das Präparat von Fig. 4.

Tafel V.

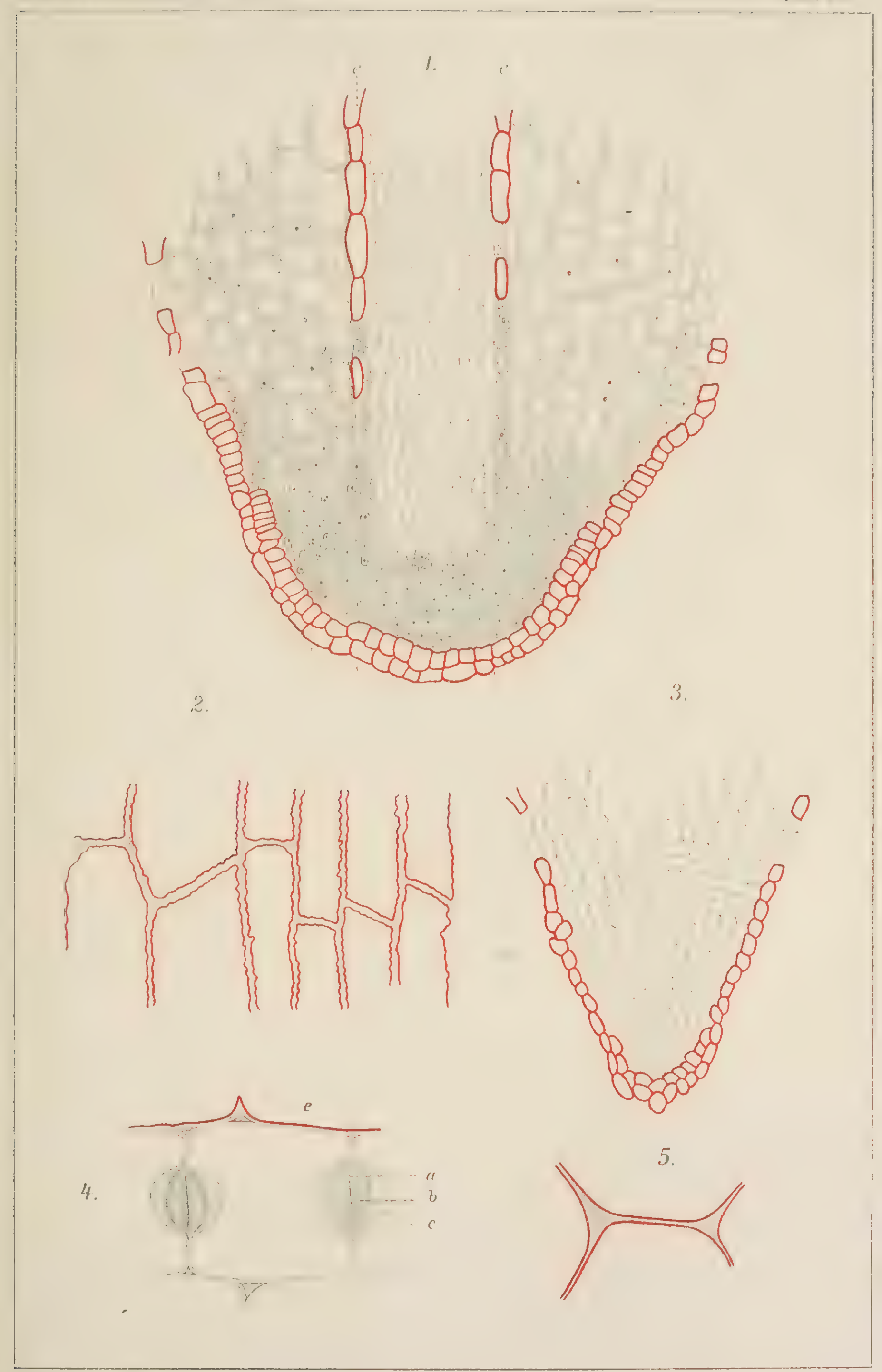
Fig. 6. Seitenpartie, zur Demonstration der Überschiebung und des einschichtigen distinkten Primitivepiblems; die Pfeilspitzen stellen die Richtung der Wurzel dar.

Fig. 7. Partie einer metacutisierten Wurzelspitze, die metacutisierte Schicht vierschichtig, Anlage des Zwischenstückes; in der Mitte ist die Metacutisierung noch nicht eingetreten.

Fig. 8. Dasselbe wie in Fig. 7, nur ist das Verbindungsstück vollendet.


Intercutis
B
8.
Sekundärendodermis
Wurzelhaube
6.
Sekundärendodermis
7.
Wurzelhaube
Intercutis
A





M. Plaut gez.



Aposporie und Apogamie bei Trichomanes Kaulfussii Hk. et Grew[1].

Von

Peter Georgevitch.

Mit 30 Textfiguren.

Seit Bower[2]) ist es uns bekannt, daß *Trichomanes Kaulfussii* seine Prothallien apospor bildet, die auch Gemmen erzeugen. So hat Bower beobachtet, daß diese Pflanze nur Faden-, aber keine Flächenprothallien bildet, und daß die ersteren von einer Rand- oder Oberflächenzelle des Blattes ihren Ursprung nehmen. Diese Prothallien tragen seitwärts an ihren Zellen Rhizoiden, die eine braune Farbe aufweisen. An ihren Enden tragen solche Prothallien eine oder mehrere kurze Sterigmen, und auf diesen balanciert je eine spindelförmige Gemma.

Bower hat die Keimung der Gemmen wohl beobachtet, und zwar eine laterale, sowie eine von den Enden der Spindel. Es ist aber beachtenswert, daß Bower keine Sexualorgane an diesen fadenförmigen Auswüchsen der Gemmen finden konnte.

Außerdem betonte Bower, daß er keine scharfe Grenze zwischen beiden Generationen (Sporophyt und Gametophyt) ziehen konnte, glaubte aber, daß dies nur durch eine exakte cytologische Untersuchung möglich wäre.

Die angeführten Resultate Bowers können wir nur bestätigen und insoweit ergänzen, als wir die Entwicklung der Gemmen viel weiter verfolgen, und sogar die Bildung der Antheridien an deren Auswüchsen beobachten konnten.

Zu diesem Zwecke haben wir fast ausschließlich das frische Material zur Untersuchung gebraucht, und nur ein Teil davon

---

1) Auszug aus einer Mitteilung der Serbischen Akademie der Wissenschaften.

2) On Apospory and production of Gemmae in *Trichomanes Kaulfussii*. Annals of Botany III.

wurde zum Zwecke einer cytologischen Untersuchung in Flemmingscher Flüssigkeit oder in Alkoholsublimat fixiert.

Das Material stammt aus der reichen Kollektion des botanischen Gartens in Kew, wo es mir in freundlicher Weise von der Direktion des Gartens zur Verfügung gestellt wurde. Ich ergreife daher diese Gelegenheit, der löbl. Direktion des botanischen Gartens, sowie dem Herrn L. A. Boodle, Keeper of Jodrell Laboratory, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die Erlaubnis, das Material sammeln und in Jodrell Laboratory bearbeiten zu können.

Apospores Prothallium.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Farnprothallien normalerweise aus den keimenden Sporen gebildet werden.

Wir kennen aber auch solche Fälle, in denen die Prothallien auch ohne Mitwirkung der Spore gebildet werden. Ein solcher Fall liegt uns vor für *Trichomanes Kaulfussii.* Es ist für diese Pflanze bemerkenswert, daß keine Sporen an ihren Wedeln gebildet

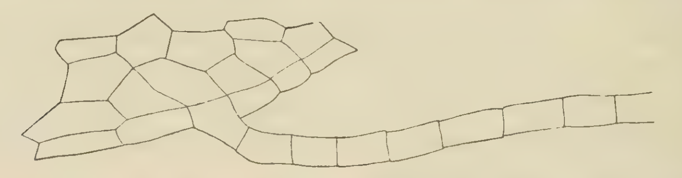


Fig. 1. Die Bildung eines Fadenprothalliums aus einer Randzelle des Blättchens. Oc. III, Obj. II L.

werden; dementsprechend könnten auch keine Prothallien gebildet werden. Trotzdem finden wir eine Fülle von Prothallien, welche gewöhnlich aus einer Rand- oder Oberflächenzelle der Wedel erzeugt werden. Ein solches Prothallium ist also apospor gebildet, weshalb wir es ein apospores Prothallium nennen wollen.

Eine solche, das Prothallium liefernde Zelle wächst zu einem längeren Faden aus, welcher transversal geteilt wird, und sich verzweigt. Eine zum Prothallium bestimmte Randzelle (Fig. 1) wächst aus dem Niveau des Blattes aus, und krümmt sich nach der Blattspitze zu. Dabei wird auch der Zellkern in demselben Sinne, wie die Zelle selbst, gekrümmt. Einzelne oder alle Zellen eines Fadenprothalliums können verschiedene Auswüchse tragen. Einige derselben verkümmern, färben sich braun und werden zu Rhizoiden.

Andere Auswüchse dagegen können weiter zu Fäden auswachsen und sekundäre Prothallien bilden. Endlich kann aus einer

Terminalzelle eines Fadenprothalliums ein Flächenprothallium gebildet werden. Solches Prothallium wächst an seinem Vegetationspunkte weiter und vergrößert seine Fläche (Fig. 2).

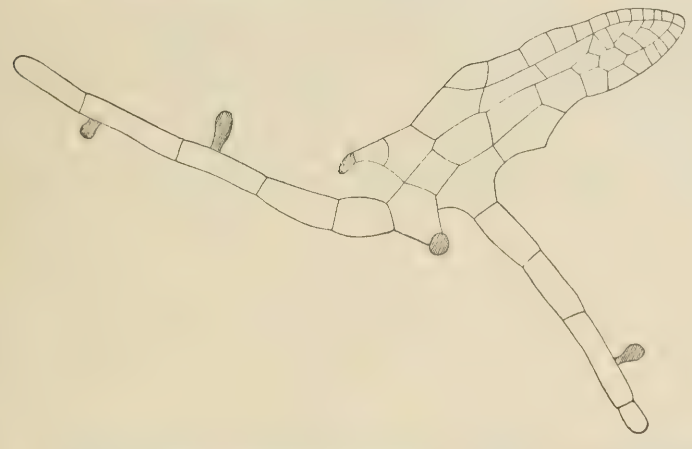


Fig 2. Die Bildung eines Flächenprothalliums aus der Zelle eines Fadenprothalliums. Oc. III, Obj. II L.

In diesem Bilde sehen wir noch eine andere Vermehrungsart der Fadenprothallien aus den Zellen der Flächenprothallien dargestellt. Auf der rechten Seite des Flächenprothalliums ist ein Fadenprothallium gebildet und stellt einigermaßen die Verlängerung des ursprünglichen Fadenprothalliums dar. An der linken Seite des Flächenprothalliums ist eine Verzweigung nur angedeutet, ihre weitere Entwicklung ist aber durch die Bildung eines Rhizoids verhindert.

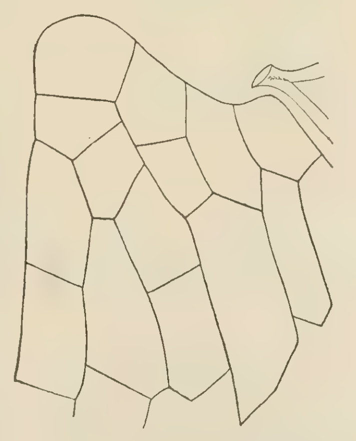


Fig. 3. Die Bildung eines Prothalliums aus einer Papille des Blattes, welche durch zwei schiefe Wände von den übrigen Zellen getrennt ist. Oc. III, Obj. IV L.

Ein Prothallium kann außerdem in der Weise entstehen, daß eine Apicalzelle des Wedels zu einer Papille auswächst, welche durch zwei schiefe Zellwände von den übrigen Zellen abgetrennt ist (Fig. 3). Nachdem diese Papille in die Länge gewachsen war, wird sie durch eine horizontale Zellwand in zwei Zellen geteilt. Die eine dieser Zellen (distale) hat die Form einer Papille beibehalten, die andere (proximale) ist aber fünfeckig geworden (Fig. 4).

Durch weitere Teilung dieser beiden Zellen, oder vielleicht nur jener proximalen, wird eine ganze Reihe von viereckigen Zellen gebildet, unter welchen auch jetzt deutlich eine distale Papille, und eine proximale fünfeckige Zelle wahrzunehmen sind (Fig. 5). Die Zellen dieser Reihe teilen sich auch weiter in derselben Richtung und so wird ein Prothallium gebildet, welches eine Mittelstellung zwischen dem Faden- und dem Flächenprothallium einnimmt.

Das Flächenprothallium kann auch direkt an dem Farnwedel und ohne Vermittlung eines Fadenprothalliums gebildet werden.

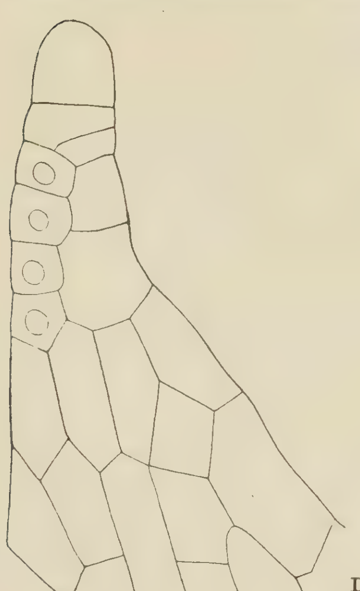


Fig. 4. Die Papille ist durch eine quere Wand in eine distale Papille und eine proximale fünfeckige Zelle geteilt. Oc. III, Obj. IV L.

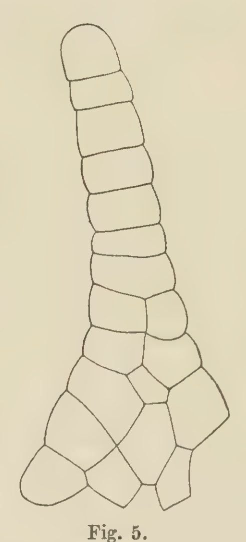


Fig. 5. Durch fortgesetzte Teilung dieser Zellen ist ein Prothallium gebildet, welches eine Mittelstellung zwischen dem Faden- und Flächenprothallium einnimmt. Oc. III, Obj. IV L.

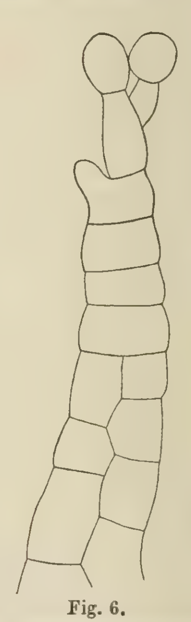


Fig. 6. Die Bildung der Sterigmen aus einer Terminalzelle des Prothalliums. Oc. III, Obj. IV L.

Eine Zellengruppe an der Spitze eines älteren Blättchens teilt sich rasch in einer Richtung, und die Blattspitze selbst wächst zu einem mehrere Zellen breiten und nur eine Zelle dicken Bande aus.

Es ist sehr schwer, eine genaue Grenze zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten zu ziehen, und nur durch äußere Merkmale können wir dieselben unterscheiden. So ist der Sporophyt durch das Vorhandensein von dreiteiligen Borsten und Fibrovasalsträngen charakterisiert, während der Gametophyt durch die Bildung der Rhizoiden und Sexualorgane gekennzeichnet ist.

Gemmae.

An den Enden der Prothallien werden mehrere Gemmen gebildet, und zwar sowohl an der bandförmig ausgezogenen Blattspitze, als auch an den Spitzen der Fadenprothallien. Diese werden aber gewöhnlich durch Zellenteilung zuerst flächenhaft ausgebreitet, und solche Prothallien bilden einen Übergang zum Flächenprothallium (Fig. 8).

Außerdem können Gemmen auch an den Verzweigungen der Fadenprothallien entstehen, und zwar entweder terminal, oder auch lateral an den Zellen (Fig. 18). Endlich können Gemmen auch an solchen Prothallien entstehen, welche einen Übergang von den Faden- zu Flächenprothallien bilden.

Eine Terminalzelle wird zuerst in zwei oder mehrere Tochterzellen geteilt, und eine jede dieser Zellen trägt dann je eine Gemma (Fig. 6 bis 7).

Fig. 7.
Die Bildung der Sterigmen aus zwei Terminalzellen eines Prothalliums. Oc. III, Obj. IV L.

Inzwischen sind alle Gemmen verschiedenen Ursprungs ganz gleichförmig und dienen der vegetativen Vermehrung ihrer Prothallien.

Eine Gemma entsteht in der Weise, daß eine Terminalzelle eines Prothalliums papillenförmig in die Länge wächst (Fig. 8, *I-II*). Wenn eine solche Zelle die nötige Länge erreicht hat, so wird sie an ihrem Ende kugelförmig erweitert (Fig. 8 *III*). Diese terminale Erweiterung wird bald durch eine Querwand von der übrigen Zelle getrennt und stellt die einfachste Form einer einzelligen Gemma dar. Der übrige Teil der Zelle wird aber zu einem flaschenförmigen Sterigma, oder, wie Cramer[1]) es nennt, zu einer Konidie.

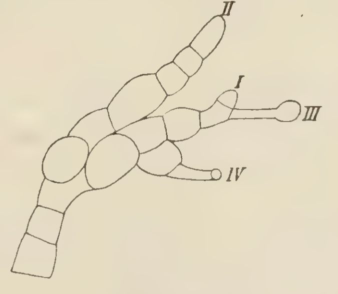


Fig. 8.
Die Bildung der Sterigmen und der Gemmen aus den Endzellen eines am Ende verbreiterten Fadenprothalliums. Oc. IV, Obj. II.

Dabei kommt es sehr oft vor, daß aus einer und derselben Zelle eine neue Gemma gebildet wird, bevor die zuerst angelegte Gemma sich vollständig entwickelte (Fig. 8, *I*, *II*). Die geschilderten Verhältnisse sehen wir auch in Fig. 6—7 bei stärkerer

1) Denkschrift, Schweiz. Nat. Ges., 1888.

Vergrößerung dargestellt. Hier ist besonders die Fig. 7 beachtenswert, da die Terminalzelle in zwei Tochterzellen schon geteilt ist, welche wiederum zwei verlängerte Zellen geliefert haben. Die terminale Verdickung einer verlängerten Zelle wächst in transversaler Richtung und bekommt eine mehr oder weniger ovale Form.



Fig. 9. Eine zweizellige Gemma mit ihrer Narbe. Oc. IV, Obj. IV L.



Fig. 10. Eine dreizellige Gemma. Oc. IV, Obj. IV L.

Dieses in transversaler Richtung (zum Sterigma) verlängerte Gebilde wird durch eine vertikale Scheidewand in zwei gleiche Segmente geteilt (Fig. 9). Durch wiederholte Teilung einer Hälfte in derselben Richtung entsteht eine dreizellige Gemma (Fig. 10), welche durch weitere Teilungen in derselben Richtung eine spindelförmige Gestalt annimmt, und aus 5—6 tonnenförmigen Zellen bestehen kann. Während dieser Umwandlung der Gemma ist auch ihr Sterigma insoweit in Mitleidenschaft gezogen worden, daß ihre Substanz jetzt in die Zellen der Gemma transportiert, ihr oberes Ende braun gefärbt und brüchig geworden ist. Dadurch

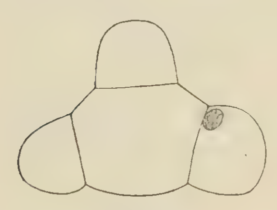


Fig. 11. Die mittlere Zelle einer dreizelligen Gemma ist papillenförmig ausgewachsen und durch eine horizontale Querwand in zwei Zellen geteilt. Oc. IV, Obj. IV L.



Fig. 12. Eine gebogene Gemma aus sieben Zellen. Oc. IV, Obj. II L.

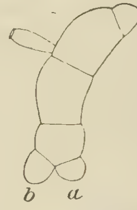


Fig. 13. Die Terminalzelle einer vierzelligen Gemma hat sich zweimal in verschiedener Richtung geteilt und zwei neue Zellen (*a* u. *b*) gebildet, welche die Verzweigung der Gemma darstellen. Oc. IV, Obj. II L.

wird eine Gemma sehr leicht von ihrem Sterigma abgetrennt, wobei der obere, braune Sterigmenteil an der Gemma selbst als eine Narbe kleben bleibt.

Nach dem dreizelligen Stadium der Gemma wird die Richtung der Zellteilung insoweit verändert, als die mittlere Zelle papillenförmig auswächst, und durch eine horizontale Querwand in zwei Zellen geteilt wird (Fig. 11).

Nach diesem Stadium setzt die weitere Zellteilung wieder durch vertikale Querwände ein, wodurch eine spindelförmige, aber etwas

gebogene Gemma entsteht, welche aus sieben Zellen besteht (Fig. 12). Sehr oft verzweigt sich eine Gemma in der Weise, daß eine Terminalzelle zweimal in verschiedener Richtung geteilt wird (Fig. 13). Durch weitere Teilung der Zelle *a* und *b* in der angedeuteten Richtung entstehen mehrzellige, fadenförmige Auswüchse, welche auch von der anderen Terminalzelle ebenfalls entstehen können

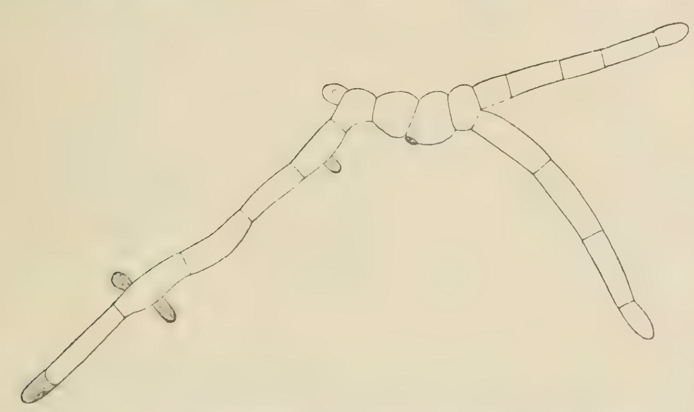


Fig. 14. Die Verzweigung einer Gemma an ihren beiden Enden. Oc. III, Obj. II L.

(Fig. 14). Die Zellen dieser fadenförmigen Verzweigungen tragen sowohl an ihren Enden als auch lateral braune Rhizoiden, wodurch nur ihre gametophyte Natur gekennzeichnet wird.

Dieser Prozeß der Gemmenverzweigung stellt unzweifelhaft ihre Keimung dar; diese muß aber nicht immer mit der Verzweigung

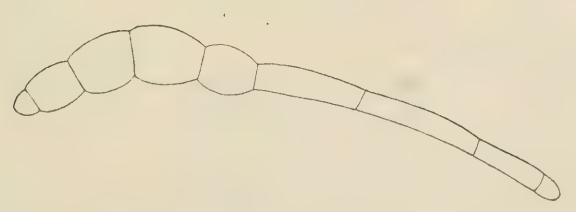


Fig. 15. Das Auskeimen einer Gemma nur an einem Ende. Oc. IV, Obj. II L.

der Gemmen in verschiedener Richtung verbunden sein, sondern nur die Verlängerung der Gemmen selbst an einem oder beiden Enden vermitteln (Fig. 15—16).

Sehr oft erzeugt eine Terminalzelle der Gemma nach zweimaliger Teilung ein Fadenprothallium von über 30 Zellen, sowie eine verkümmerte Zelle, die zum Rhizoid bestimmt ist (Fig. 14 u. 17).

Sexualorgane.

Von den Sexualorganen konnten wir bei *Trichomanes Kauffussii* nur Antheridien beobachten, die aber keine vollständige Entwicklung durchmachen und deshalb der Befruchtung nicht dienen können. Die Antheridien werden an den Zellen der Fadenprothallien gebildet, und zwar sowohl an den primären, als auch an den sekundären Verzweigungen (Fig. 18).

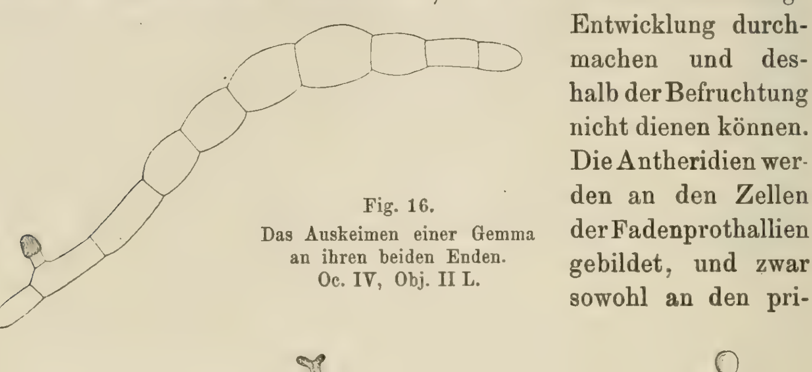


Fig. 16. Das Auskeimen einer Gemma an ihren beiden Enden. Oc. IV, Obj. II L.

Fig. 17. Eine vierzellige Gemma hat an ihrem linken Ende eine Antheridie, an ihrem rechten Ende dagegen ein mehrzelliges Prothallium mit Rhizoiden und Antheridien gebildet. Oc. I, Obj. II L.

Außerdem konnten wir feststellen, daß Antheridien auch an den Zellen der Gemmen gebildet werden.

Die Bildung der Antheridien konnten wir in den relativ sehr jungen Stadien der Gemmen beobachten.

So sehen wir in der Fig. 19 eine vierzellige Gemma dargestellt, deren zweite Zelle (von rechts) eine Antheridie schon gebildet hat. Das ist übrigens das jüngste Stadium einer Gemma, welche eine Antheridie gebildet hatte.

In diesem Falle hat aber die Gemma ihre Keimung nicht vollendet, sondern sie kann sich an ihren Enden weiter teilen und Fadenprothallien bilden. Einen analogen Fall sehen wir auch in der Fig. 20 dargestellt, wo eine sechszellige Gemma auch eine Antheridie gebildet hat.

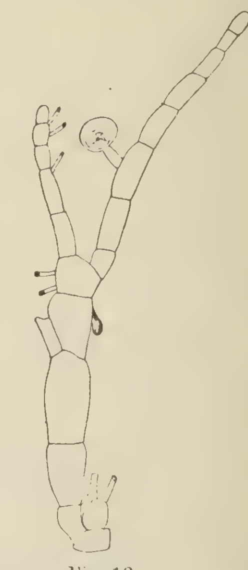


Fig. 18. Eine Antheridie ist an dem sekundären Fadenprothallium gebildet; die Sterigmen sind terminal oder lateral an seinen Zellen gebildet. Oc. III Obj. II L.

Außerdem können Antheridien auch an einem oder an beiden Enden einer Gemma entstehen, wodurch solche Gemma ihre Fähigkeit, weiter zu keimen, einbüßt. Einen solchen Fall sehen wir in der Fig. 21 dargestellt. Diese Gemma ist in fünf Zellen geteilt, und die linke Terminalzelle hat schon eine Antheridie gebildet.



Fig. 19.
Die Bildung einer Antheridie aus der zweiten Zelle (von rechts) einer vierzelligen Gemma.
Oc. IV, Obj. II L.

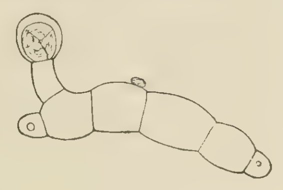


Fig. 20.
Wie in der Fig. 19; die Gemma besteht aber aus sechs Zellen.
Oc. IV, Obj. II L.

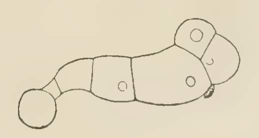


Fig. 21.
Die linke Terminalzelle einer vierzelligen Gemma hat eine Antheridie gebildet, die rechte Terminalzelle hat sich dagegen zweimal geteilt.
Oc. IV, Obj. II L.

Die Bildung der Antheridien an beiden Enden einer Gemma ist in der Fig. 22 dargestellt. Auch diese Gemma ist in fünf Zellen geteilt, und ihre beiden Terminalzellen haben je eine Antheridie gebildet.

Sehr oft kann eine und dieselbe Gemma Fadenprothallien bilden, obgleich sie an ihren beiden Enden Antheridien schon gebildet hat.

So sehen wir in der Fig. 23 eine vierzellige Gemma dargestellt, und an ihren beiden Enden je eine Antheridie, und zwar die linke in der Verlängerung, die rechte aber in der Richtung der Ver-

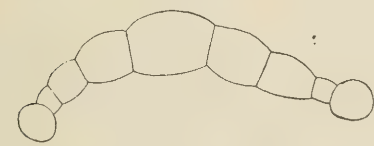


Fig. 22.
Eine fünfzellige Gemma hat je eine Antheridie an ihren beiden Enden gebildet. Oc. IV, Obj. II L.

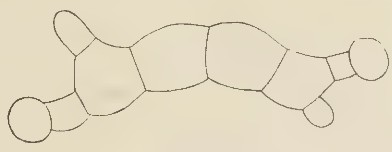


Fig. 23.
Die beiden Terminalzellen einer vierzelligen Gemma haben je eine Antheridie und eine Zelle als Verzweigung der Gemma gebildet.
Oc. IV, Obj. II L.

zweigung der Gemma. Außerdem haben beide Terminalzellen dieser Gemma noch je eine andere Zelle gebildet, welche die Entstehung der Fadenprothallien vermitteln sollen. Wir haben auch Fälle beobachtet, wo eine Gemma zuerst gekeimt und Fadenprothallien gebildet hat, und erst die Zellen solches Prothalliums eine oder mehrere Antheridien tragen. So sehen wir in der Fig. 24 eine aus

vier Zellen bestehende Gemma dargestellt, welche an beiden Enden gekeimt hat.

Die linke Terminalzelle ist zweimal nacheinander in verschiedener Richtung geteilt und hat zwei fadenförmige Auswüchse gebildet. Die rechte Terminalzelle hat sich nur in einer Richtung geteilt und ein aus drei Zellen bestehendes Fadenprothallium gebildet. Die letzte Zelle dieses Prothalliums hat eine Antheridie gebildet, und somit hat das Prothallium sein Wachstum beendet.

Endlich sind wir auch solchen Fällen begegnet, in denen eine Gemma an einem Ende unmittelbar eine Antheridie gebildet hat und am anderen Ende zu einem langen Fadenprothallium ausgekeimt ist. Ein solches Stadium sehen wir in der Fig. 17 dargestellt. Die Gemma ist in vier Zellen geteilt; die linke Terminalzelle trägt eine Antheridie, die rechte aber ist zweimal geteilt und hat ein Fadenprothallium sowie ein Rhizoid gebildet. Dieses



Fig. 24. Eine vierzellige Gemma hat an ihrem linken Ende zwei Fadenprothallien gebildet, an ihrem rechten Ende nur ein Fadenprothallium, dessen Endzelle eine Antheridie trägt. Oc. IV, Obj. II L.

Prothallium besteht aus 23 Zellen (in der Fig. 17 sind nur 7 Zellen dargestellt); einige dieser Zellen tragen einfache oder verzweigte Rhizoiden, die anderen aber Antheridien. Diese Eigenschaft des fadenförmigen Auswuchses ist wohl der beste Beweis für seine Gametophyten-Natur, da nur ein Prothallium Antheridien und Rhizoiden tragen kann.

Diese Tatsache ist wichtig für *Trichomanes Kaulfussii*, da bis jetzt angenommen wurde, daß dessen Gemmen keine Sexualorgane bilden.

Für *Trichomanes Kaulfussii* Hk. et Grew. hat Bower diese Vermutung ausdrücklich betont, dennoch betrachtete er die Gemmenauswüchse als Prothallien, und meinte, sie seien denjenigen von *Trichomanes alatum* ähnlich. Darüber sagt Bower folgendes: „The filaments show characters similar to those of *Trichomanes alatum*,

and though no sexual organs have been found upon them in *Trichomanes Kaulfussii* . . ." (p. 467). Ebensowenig konnte Bower an den Gemmen von *Trichomanes alatum* Antheridien entdecken, welche er nur an den Prothallien beobachtet hatte. In neuerer Zeit sind aber Antheridien sowohl an den Brutknospen als auch an den Prothallien bei *Trichomanes Kraussii* von H. Woronin[1]) beschrieben worden.

In allen beschriebenen Fällen werden Antheridien folgendermaßen gebildet. Eine Terminalzelle, oder seltener auch eine andere Zelle einer Gemma, oder eines Fadenprothalliums bildet einen kürzeren oder längeren Auswuchs in der Verlängerung der Gemma selbst, oder unter einem schiefen bis rechten Winkel mit der Zelle. Dieser Auswuchs stellt das Sterigma dar, welches eine Antheridie trägt. Durch eine Querwand wird der obere, kugelförmige Teil des Sterigma abgetrennt, aus welchem durch weitere Zellteilungen eine Antheridie gebildet wird. Es ist augenfällig, daß ein Sterigma sehr gekrümmt sein kann, fast unter einem rechten Winkel, wie das in der Fig. 17 dargestellt ist. Die Antheridie selbst besteht aus einer Schicht von peripheren Zellen, welche eine zentrale Masse umgrenzt, die bei einer normalen Entwicklung der Antheridien zur Bildung der Spermatozoiden bestimmt wäre.

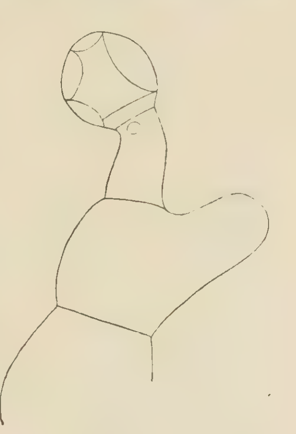


Fig. 25.
Die Bildung einer Antheridie aus der Terminalzelle einer Gemma. Durch vier konkave und eine gerade Wand sind fünf Zellen der peripheren Schicht abgetrennt.
Oc. IV, Obj. IV L.

Wir haben aber in keinem einzigen Falle beobachten können, daß aus dieser zentralen Masse Spermatozoiden gebildet wurden, weshalb wir annehmen müssen, daß sie dem Zerfall unterliegen muß. Die periphere Zellschicht einer Antheridie wird aus ihrem erweiterten Teil gebildet, aus welchem die einzelnen Zellen durch konkave Scheidewände abgetrennt werden. Es ist sehr schwer, die Reihenfolge genau festzustellen, nach welcher die Zellen der peripheren Schicht gebildet werden. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß zuerst durch eine Querwand eine niedere Basalzelle in der Verlängerung der Sterigma abgetrennt wird (in der Fig. 25 und 27*a* mit *a* bezeichnet). Bei weiterer Teilung einer Antheridie

1) Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora, Bd. 98.

sehen wir ausschließlich konkave Zellscheidewände auftreten. In der Fig. 26 *a*, dem Bilde einer Antheridie bei hoher Einstellung, sind zwei äquatoriale und eine kürzere, vertikale Zellscheidewand dargestellt, durch welche diese Antheridie in vier Zellen geteilt wurde. Bei niederer Einstellung sieht man nur eine horizontale und jene kürzere, vertikale Zellwand (Fig. 26 *b*).

Von der Seite betrachtet, zeigt eine Antheridie in diesem Stadium vier konkave und eine horizontale Zellwand, welche die ganze Antheridie in fünf Zellen der peripheren Schicht geteilt haben (Fig. 25). In diesem Stadium sehen wir weiter, daß sich die Terminalzelle der Gemma zur Bildung eines Fadenprothalliums an-

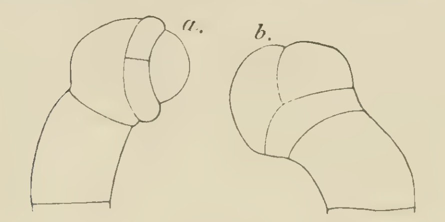


Fig. 26.
Eine Antheridie von der Seite betrachtet, und zwar *a* bei hoher, *b* bei niederer Einstellung. Oc. IV, Obj. IV L.

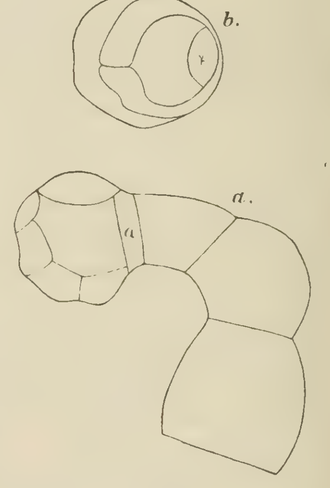


Fig. 27.
a: Wie in der Fig. 25; die periphere Zellschicht besteht aber aus sechs Zellen. Oc. IV, Obj. II L.
b: Wie in *a*, aber von oben betrachtet. Oc. IV, Obj. II L.

schickt, daß aber diese Verzweigung noch nicht durch eine Querwand von der Mutterzelle abgesondert ist. Ein weiteres Stadium in der Entwicklung einer Antheridie sehen wir in der Fig. 27 *a* bis 27 *b* dargestellt. In diesem Stadium ist die Antheridie in sechs Zellen der peripheren Schicht geteilt, welche eine zentrale Masse umgrenzen (Fig. 27 *a*). Von oben betrachtet erscheint diese Antheridie mittels vier äquatorialer Zellwände geteilt, durch welche außer anderen Zellen auch eine kleine, bikonvexe Zelle, die in der Fig. 27 *b* mit x bezeichnet ist, abgetrennt wurde. Es scheint, daß diese Zelle jene apikale Deckzelle darstellt, von welcher auch die anderen Segmente der Antheridie entstanden sind. Wir konnten aber weder das Auswachsen dieser Deckzelle in ein Rhizoid, noch die Entwicklung des Prothalliums aus einer Wandzelle des Antheridiums an unserem Material beobachten, wie das für *Tr. Kraussii*

von H. Woronin und für *Tr. rigidum* von Goebel festgestellt wurde.

Apogamie.

Wir haben schon erwähnt, daß an den Prothallien von *Trichomanes Kaulfussii* überhaupt keine Archegonien gebildet werden, und daß die Antheridien niemals ihre Reife erreichen. Die natürliche Folge dieser Tatsache ist es wohl, daß diese Pflanze sich noch lediglich vegetativ durch die Bildung von Sporophytenknospen vermehren kann. Wir hatten nicht genügend geeignetes Material zum eingehenden Studium dieser Verhältnisse, dennoch konnten wir in einigen Fällen konstatieren, daß an den Flächenprothallien eine Knospe gebildet wurde, deren Zellen die für den Sporophyten charakteristischen Stacheln trugen. In einem Falle konnten wir eine solche Sporophytenknospe beobachten, welche genau derjenigen Knospe entsprach, die Bower für *Trichomanes alatum* beschrieben und in seiner Fig. 52 abgebildet hat. Wir stellen also hier nur die Tatsache fest, daß in der Entwicklung von *Trichomanes Kaulfussii* ein typischer Fall der Apogamie uns vorliegt, d. h. die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus den vegetativen Zellen eines Gametophyten.

Wir haben außerdem schon gesehen, daß der Gametophyt dieser Pflanze nicht, wie gewöhnlich, aus der Spore entsteht, sondern unmittelbar aus einer oder mehreren Zellen des Sporophyten, welche Erscheinung als Aposporie uns bekannt ist.

In dem Entwicklungszyklus von *Trichomanes Kaulfussii* sehen wir also die beiden Erscheinungen, die Aposporie und die Apogamie gleichzeitig vertreten. Aus dieser Tatsache ist zu folgern, daß zwischen beiden Erscheinungen ein sehr enger Zusammenhang bestehen muß, da z. B. die Apogamie nicht einmal ohne Aposporie denkbar wäre. Es ist weiter eine bekannte Tatsache, daß während der Sporogenese die Chromosomenzahl der Spore auf die Hälfte reduziert wird, und daß die Zellen des Gametophyten, welche aus der keimenden Spore entstehen, ebenfalls die reduzierte Chromosomenzahl führen müssen. Bei der apogamen Entstehung eines Sporophyten aus den vegetativen Zellen des Gametophyten müßten demnach auch die Zellen des Sporophyten die reduzierte Chromosomenzahl führen. Um dies aber zu verhüten, tritt die Aposporie in den Entwicklungszyklus ein, und ermöglicht, daß die Zellen des Gametophyten die volle Chromosomenzahl bekommen, d. h. die

Reduktionsteilung wird ausgeschaltet. Die Aufgabe unserer weiteren Forschung wird somit sein: die Feststellung der Chromosomenzahl sowohl in den Zellen des Sporophyten als auch in den Zellen des Gametophyten. Die Ergebnisse dieser Forschung werden uns ermöglichen, die genaue Grenze zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten zu ziehen. Diese Grenze muß folglich in denjenigen Zellen des Sporophyten liegen, in welchen eben ihre Chromosomenzahl reduziert wurde. Sollten wir aber keine Reduktion der Chromosomenzahl feststellen, so wird auch diese cytologische Methode uns im Stiche lassen, und die Feststellung einer scharfen Grenze zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten wäre demnach unmöglich.

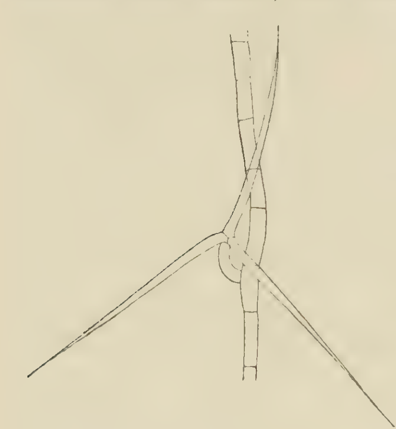


Fig. 28.
Die Bildung einer dreiarmigen Borste. Oc. III, Obj. II L.

Ebensowenig ist es möglich, auch äußerlich eine scharfe Grenze zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten zu ziehen.

So ist der Sporophyt durch das Vorhandensein seiner dreieckigen Stacheln gekennzeichnet, welche auf der ganzen Oberfläche, und besonders an den Blatträndern vorhanden sind. Die Entstehung dieser Stacheln ist in der Fig. 27 veranschaulicht.

Eine Randzelle des Blättchens bildet einen Auswuchs, welcher noch gebogen sein kann. An der Spitze dieses Stieles sitzt eine dreiteilige Borste, die Einfügungsweise der einzelnen Arme ist aus der Figur ersichtlich.

Der Gametophyt ist dagegen durch das Vorhandensein der Rhizoiden und der Sexualorgane charakterisiert. Die Rhizoiden stellen konische oder verzweigte Auswüchse einer Zelle dar, und ihre Spitzen werden braun gefärbt. Die Lage der Rhizoiden kann an den Zellen eine terminale oder auch eine laterale sein (Fig. 14). Um die Zahl der Chromosomen in den Zellen des Sporophyten festzustellen, haben wir die jüngeren Blättchen dieser Pflanze gewählt, dieselben nach der Schnittmethode behandelt und die Schnitte nach Heidenhain mit Hämatoxylin gefärbt.

Wir haben die Chromosomenzählungen in vielen Zellen vorgenommen, deren Kern sich in verschiedenen Phasen der Mitose

befand. In allen diesen Fällen konnten wir die Zahl der Chromosomen annähernd auf achtzig feststellen. Diese Zahl stellt wohl nur eine annähernde, aber sehr wahrscheinliche Zahl dar. So haben wir in der Fig. 29 eine Zelle des Sporophyten dargestellt, in welcher die Zellspindel noch nicht gebildet wurde, und die Chromosomen zerstreut in der Kernhöhle liegen. Diese Lagerung der Chromosomen erleichtert einigermaßen die Zählung der Chromosomen, von denen einige noch in Paaren, andere aber erst in der Längsteilung zu sehen sind.

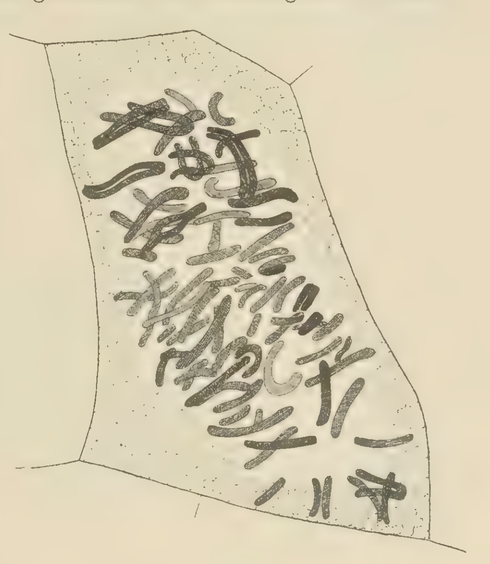


Fig. 29.
Eine Zelle aus der Blattoberfläche. Der Kern befindet sich in der Prophase.
Oc. VIII, Obj. Apochr. Immersion 2 m/m Zeiß.

In der Fig. 30 ist das Bild eines schiefen Schnittes durch ein Fadenprothallium dargestellt. Der Kern dieser Zelle befindet sich im Stadium der Kernplatte.

Bei der Zählung der Chromosomen in dieser Zelle konnten wir ebenfalls dieselbe Anzahl, annähernd achtzig, feststellen. Wir haben auch weitere Zählungen vorgenommen, und zwar in den Zellen, deren Kerne in Meta- und Anaphase sich befanden, und immer wurde dieselbe Chromosomenzahl ermittelt.

Aus den mitgeteilten Resultaten bei den Chromosomenzählungen in den Zellen des Sporophyten und des Gametophyten geht wohl deutlich hervor, daß die Chromosomenzahl in den Zellen des Sporophyten beim Übergang zum Gametophyten nicht reduziert wird. Somit können wir die Angaben bestätigen, welche Farmer und Digby[1]) für *Athyrium Felix-foemina* var. *clarissima* Jones gemacht haben, und zwar „that the transition from the Sporophyte to the Gametophyte in this Fern is attended by no reduction or alternation in the number of the chromosomes . . .“ (p. 164).

1) Stud. in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot., Vol. XXI, no. LXXXII, 1907.

Auf Grund dieser Feststellung ist es wohl nicht möglich, eine scharfe Grenze zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten auch cytologisch festzustellen.

Es wäre wohl denkbar, daß man die Form der Chromosomen, sowie die Anzahl der Nukleolen zur Unterscheidung des Sporophyten und des Gametophyten verwerten könnte. Deshalb haben wir unsere Aufmerksamkeit auch auf diese Zellbestandteile gerichtet, konnten aber dabei keine Unterschiede feststellen.

Die Form und die Größe der Chromosomen und der Nukleolen in den Zellen des Sporophyten sowie des Gametophyten sind völlig gleich.

Auf Grund dieser Feststellung können wir uns wohl der Meinung Farmer-Digbys anschließen und annehmen, daß die Aposporie

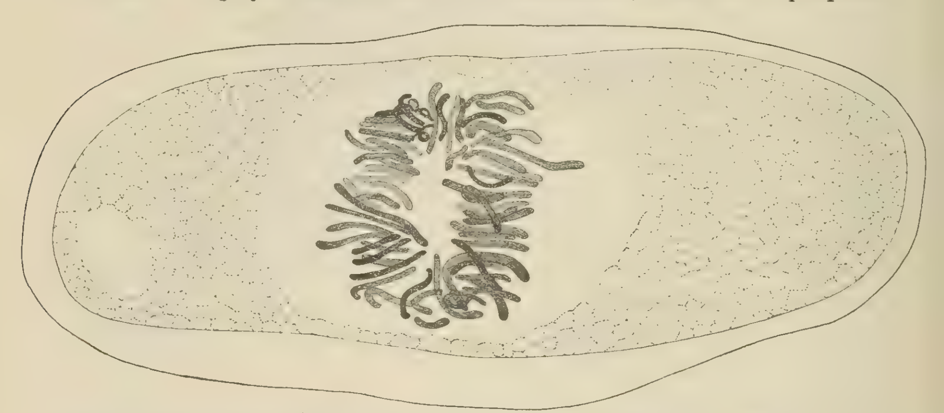


Fig. 30. Schiefer Schnitt einer Prothalliumzelle. Die Chromosomen befinden sich im Stadium der Kernplatte. Oc. VI, Obj. Apochr. Immersion 2 m/m Zeiß.

immer die Reduktion der Chromosomen aus dem Entwicklungszyklus der geschilderten Pflanzen ausschließt. Die Resultate, welche wir beim Studium von *Trichomanes Kaulfussii* gewonnen haben, können somit die obige Theorie Farmer-Digbys nicht nur bestätigen, sondern ihre Gültigkeit noch für eine neue Pflanze erweitern.

Zum Schluß können wir noch erwähnen, daß wir in den Zellen des Gametophyten von *Trichomanes Kaulfussii* keine Verschmelzung ihrer Kerne beobachten konnten, welche Erscheinung Farmer-Digby für *Lastrea pseudomas* var. *polydactyla* Wills festgestellt hatten. Diesen Unterschied kann man wohl aus den mitgeteilten Resultaten verstehen, da die Zellen des Gametophyten in *Trichomanes Kaulfussii* durch Aposporie die volle, unreduzierte Zahl der Chromosomen bekommen und deshalb keine Vervollständigung derselben nötig haben.

Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut.

Von

A. Tröndle.

Mit 4 Textfiguren.

Einleitung.

Wohl allgemein sind die Pflanzenphysiologen der Ansicht, daß die Plasmahaut, als Organ, das über den diosmotischen Ein- und Ausgang der gelösten Stoffe entscheidet, befähigt ist, ihre Durchlässigkeit regulativ zu ändern, so daß zu gewissen Zeiten ein bestimmter Körper leichter, zu andern schwerer oder auch gar nicht permeiert. Hinweise auf die Notwendigkeit solcher Regulationen der Permeabilität finden sich an manchen Stellen in der Literatur verstreut. So schreibt z. B. Pfeffer (V, 1. Bd., S. 86/87): „Es ist wohl zu beachten, daß die Plasmahaut ein lebendiges und vom Organismus abhängiges Organ ist, dessen sich der Protoplast zur Regelung des Verkehrs mit der Außenwelt bedient. Im Zusammenhang mit dieser Aufgabe besitzen die Plasmahäute verschiedener Pflanzen gewisse Unterschiede und voraussichtlich werden transitorische oder bleibende Variationen der Plasmahaut häufig dazu benutzt, um die Aufnahme (oder Ausgabe) eines bestimmten Körpers zeitweilig einzuleiten oder zu unterdrücken. Ohne Frage ist die lebendige Grenzschicht des Protoplasten in weit höherem Maße zur Veränderung der Eigenschaften befähigt, als die Zellhaut, und das umsomehr, als die aufbauenden Teile leicht verschoben und in das Innere des Protoplasmas zurückgeführt werden können. Mannigfache Erfahrungen sprechen in der Tat dafür, daß in der Pflanze vielfach mit Modifikation der diosmotischen Qualität operiert wird, doch lassen sich freilich ganz einwandfreie Beweise zurzeit nicht beibringen.“

Und ferner (IV, S. 282): „So dürfte z. B. die Plasmahaut, resp. der ganze Protoplast, abgesehen von spezifischen Eigenschaften, mit zeitlicher Entwicklung oder mit der jeweiligen Tätigkeit in seinen Eigenschaften sich ändern und in dieser Hinsicht kann natürlich ein von dem Außenmedium ausgehender Reiz unter Umständen mitspielen.“

Seitdem sind mehrere Arbeiten erschienen, die das Studium der Regulation der Permeabilität zum Gegenstand haben.

Nathansohn (I, II, III) und nach ihm Meurer versuchten nachzuweisen, daß permeierende Salze aus der Außenlösung nicht bis zum Konzentrationsgleichgewicht aufgenommen würden, sondern nur bis ein bestimmtes Verhältnis der Konzentration in der Zelle zur Außenkonzentration hergestellt wäre. Wurden nachher die Objekte in verdünntere Lösungen übertragen, so sollte das betreffende Salz so lange exosmieren, bis wieder das gleiche Verhältnis der Innen- zur Außenkonzentration hergestellt wäre. Das alles wäre natürlich nur verständlich gewesen, wenn das Plasma selbst regulativ durch Änderung der Permeabilität in den Vorgang der Endo- und der Exosmose eingegriffen hätte. Nun hat aber Ruhland durch sehr sorgfältige Untersuchungen überzeugend nachgewiesen, daß diese Resultate lediglich die Folge der gewählten Versuchsanordnung sind, und daß bei geeigneter Versuchsanstellung das Salz bis annähernd zum Konzentrationsgleichgewicht eindringt. Es ist deshalb bis jetzt nicht erwiesen, ob eine Regulation der Permeabilität im Nathansohnschen Sinne wirklich vorkommt.

Eine Änderung (Erhöhung) der Permeabilität unter dem Einfluß bestimmter Salze konnte Fluri nachweisen. Die Plasmahaut der Spirogyren erwies sich nach dreitägigem Aufenthalt in 0,01 % Aluminiumsulfat bei nachheriger Plasmolyse völlig permeabel für Kaliumnitrat, Glyzerin, Rohrzucker, Traubenzucker, Natriumsulfat, Ammoniumchlorid, Ammoniumsulfat, Kaliumacetat, Kaliumtartrat. Wurden die Spirogyren aus dem Aluminiumsulfat wieder in Leitungs- oder Regenwasser zurückgebracht, so trat in den genannten Stoffen wieder normale Plasmolyse ein. Gleich wie Aluminiumsulfat wirkten einige andere Aluminiumsalze und ebenso salpetersaures Yttrium und Lantan. Ob nun allerdings diese Permeabilitätsänderung eine Reaktion des Protoplasmas ist, oder ob sie bloß chemisch-physikalisch, durch vorübergehende Bindung des Aluminiums in der Plasmahaut zustande kommt, ist vorläufig noch unentschieden.

Mit dem Einfluß der Temperatur auf die Permeabilität befaßten sich Krabbe und Rysselberghe. Der erstere legte entsprechende Hälften jugendlicher Markgewebezylinder von *Helianthus annuus* in plasmolysierende Zuckerlösungen, deren Temperatur einerseits 0 bis 1° C, anderseits 20° C betrug, und wobei die Kontraktionsgrößen der Markstücke sich verhielten wie 1 : 3—5. Die endlich erreichte Kontraktionsgröße war in beiden Temperaturen annähernd die gleiche, wurde aber bei 20° viel schneller erreicht als bei 0°. Bei Versuchen in reinem Wasser von 0° und von 20° verhielten sich die Verlängerungen der entsprechenden Hälften im Mittel wie 1 : 4,22 (nach den ersten 10—30 Min.)

Krabbe berechnet nun auf Grund der Pfefferschen Versuche, daß die Geschwindigkeit der Wasserbewegung durch eine Ferrocyankupfermembran bei einer Steigerung der Temperatur von 0—20° von 1 auf 1,68 bis 1,88 steigt. Er macht ferner darauf aufmerksam, daß die Geschwindigkeit der Bewegung des Wassers in Kapillaren bei 20° etwa doppelt so groß ist wie bei 0° und daß W. Schmidt für die Wasserbewegung durch tierische Häute ein ähnliches Resultat erhalten hat.

Daraus schließt Krabbe (S. 482): „Es ist nun nicht anzunehmen, daß die Temperatur auf die wasserdurchtränkte Plasmahaut eine ganz andere physikalische Wirkung ausübt, als auf irgend welche andere Membranen, z. B. Ferrocyankupfermembran. Die Qualitätsänderungen des Plasmaschlauches infolge Temperaturschwankungen sind daher nicht rein physikalischer Natur, sondern sie resultieren zum Teil aus Vorgängen, die von der Lebenstätigkeit des Plasmas abhängen." Dieser Schluß ist, wie leicht einzusehen, nicht zwingend, denn es ist absolut nicht bewiesen, daß für die Plasmahaut der gleiche Temperaturkoeffizient gelten muß wie für eine Ferrocyankupfermembran.

Die ausgedehnteren Untersuchungen Rysselberghes ergaben, daß die Permeabilität für Wasser, Kaliumnitrat, Glyzerin und Harnstoff bei 0° 6° 12° 16° 20° 25° und 30° sich verhält
wie 1 2 4,5 6 7 7,5 8. Es nimmt also die Permeabilität von 0—6° langsam, von 6 bis gegen 20° rascher und über 20° wieder langsamer zu. Als Versuchsobjekte dienten *Tradescantia discolor* und *Spirogyra*. Die Methode war zum Teil die von Krabbe angewandte, zum Teil wurde aber auch die Zeit bestimmt, die nötig war, bis Plasmolyse eintrat oder die umgekehrt verstrich, bis plasmolysierte Zellen, nachdem sie in

Wasser übergeführt waren, wieder deplasmolysiert waren. Rysselberghe neigt der Ansicht zu, daß seine Versuchsresultate sich rein physikalisch erklären lassen; er fügt aber bei (S. 235): „Cependant, même après tout cela, on serait mal venu à vouloir nier toute action vitale du protoplasme dans le but de faciliter ou d'entraver partiellement, suivant la température le passage de l'eau". Darin wird man Rysselberghe ohne weiteres beistimmen, aber man wird auch mit ihm einig gehen, wenn er sagt, daß aus seinen Versuchen, ebensowenig wie aus denen Krabbes, ein vitales Eingreifen sich nicht mit Notwendigkeit ableiten läßt. Ob die Temperatur bei der Permeabilitätsänderung als Reiz oder bloß rein physikalisch wirkt, ist somit noch unentschieden.

Lepeschkin (II, III, IV) untersuchte hauptsächlich die Permeabilität der Zellen in den Gelenkpolstern von *Phaseolus* und *Mimosa.* Es fand im Lichte die Permeabilität in der oberen Gelenkhälfte etwas höher als in der unteren. Nach Verdunkelung trat eine Permeabilitätsabnahme ein, und zwar oben stärker als unten. Allgemein war die Permeabilität im Hellen 1,2—1,5 mal so groß als im Dunkeln.

Die Untersuchung geschah mit Hilfe dreier verschiedener Methoden. Nach der einen, der sogenannten chemischen Methode, wurden die aus den abgeschnittenen Gelenken ins umgebende Wasser exosmierten Stoffmengen abgewogen und aus einer Vermehrung der exosmierten Menge auf eine Erhöhung der Permeabilität geschlossen. Die Methode der Konzentrationsverminderung besteht darin, daß die Turgorabnahme bestimmt wird, wenn die Gelenkschnitte einige Zeit in Wasser gelegen haben. Am einwandfreiesten und am anwendungsfähigsten ist aber die Methode der isotonischen Koeffizienten, wobei Lepeschkin so vorging, daß er die plasmolytischen Grenzkonzentrationen eines permeierenden Stoffes (Salpeter) und eines nicht permeierenden (Rohrzucker) bestimmte und daraus den isotonischen Koeffizienten des permeierenden Körpers berechnete. Der so gefundene Koeffizient ist natürlich kleiner als der theoretisch zu fordernde und Lepeschkin hat eine besondere Formel abgeleitet (I), womit man aus dem gefundenen und dem theoretischen Koeffizienten die Permeabilität berechnen kann.

Diese Methode habe ich in den folgenden Untersuchungen auch benutzt. Wie ein Vergleich mit Lepeschkin (I) lehrt, habe ich aber die Formel in einfacherer Weise abgeleitet, wobei ich nicht

von den isotonischen Koeffizienten, sondern von den Dissoziationsfaktoren ausgehe. Im übrigen ist das Resultat das gleiche, ob man mit Lepeschkins oder mit meiner Formel rechnet.

Auch bei *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* konnte Lepeschkin (IV) Abnahme der Permeabilität nach Verdunkelung feststellen.

Aus der Lepeschkinschen Untersuchung geht mit Sicherheit hervor, daß er Permeabilitätsänderungen feststellte und daß das Licht dabei von Einfluß ist.

Als die Lepeschkinsche vorläufige Mitteilung (III) erschien, hatte ich bereits am Linden- und Buxbaumblatt eine größere Reihe Permeabilitätsbestimmungen gemacht, aus denen hervorging, daß hier das Licht ebenfalls von Einfluß ist, worüber ich in einer vorläufigen Mitteilung berichtet habe.

Im Interesse der Sache schien es mir geboten, meine Untersuchungen weiterzuführen und den Einfluß des Lichtes auf die Änderung der Permeabilität genauer zu analysieren. Die Untersuchungen, die ich zu dem Zwecke anstellte, lege ich nun hier vor.

In einem ersten, größeren Teil sollen die experimentellen Untersuchungen vorgeführt werden, während der zweite kleinere Teil die im Freien unter den natürlichen Vegetationsbedingungen gemachten Beobachtungen enthält.

A. Physiologischer Teil.

I. Methode zur Bestimmung der Permeabilität der Plasmahaut.

Im Sommer 1908 machte ich die überraschende Beobachtung, daß Palisaden- und Schwammparenchymzellen in den Schnitten eines Lindenblattes, die am Abend des 3. August in Kochsalzlösungen von 0,2, 0,4, 0,6, 0,8, 1, 2, 3, 4 und 5 Mol gelegt wurden, am nächsten Morgen nicht plasmolysiert waren.

Daß der Grund dieses Verhaltens in einem besonders hohen osmotischen Drucke zu suchen sei, war von vornherein wenig wahrscheinlich, denn der Druck der Zellen hätte in dem Falle den Druck einer 5-moligen Kochsalzlösung übersteigen, also größer als 150 at sein müssen. Eher schien es möglich, daß die betreffenden Zellen für NaCl in hohem Grade permeabel waren, trotzdem nach der herrschenden Auffassung Salze nur in ganz geringem Maße in

die Zelle einzudringen vermögen. Um die Frage zu entscheiden, stellte ich die folgenden Versuche an mit Blättern von *Tilia cordata* Mill.

Versuch 1 (*Tilia cordata*).

5. August. 8^{30} vorm. (sonniges Wetter): Blatt abgeschnitten.

9^{00} vorm.: Ein Schnitt wurde auf den Objektträger in 1 Mol NaCl gelegt. Es trat zum Teil gleich Plasmolyse ein, im Palisaden- wie im Schwammparenchym. Viele Palisaden- und Schwammparenchymzellen ließen aber keine Abhebung erkennen. Eine Stelle mit deutlich plasmolysierten Zellen wurde im Mikroskop eingestellt und weiter beobachtet.

10^{30} vorm.: In einer Schwammparenchymzelle ist die Plasmolyse ganz, in einer anderen fast ganz zurückgegangen.

12^{35} nachm.: Die Plasmolyse ist in den beobachteten Zellen fast völlig zurückgegangen.

2^{00} nachm.: Die Zellen sind völlig deplasmolysiert.

Versuch 2 (*Tilia cordata*).

5. August. Gleiches Blatt wie in Versuch 1.

4^{00} nachm.: Ein Schnitt kam in 1 Mol NaCl auf den Objektträger.

4^{10} nachm.: In fast allen Zellen des Schnittes ist schwache Plasmolyse eingetreten. Eine Stelle mit plasmolysierten Zellen wurde weiter beobachtet.

4^{30} nachm.: In zwei Parenchymzellen Plasmolyse völlig zurück.

5^{20} nachm.: Eine stärker plasmolysierte Zelle ist deplasmolysiert.

5^{30} nachm.: In zwei weiteren Parenchymzellen Plasmolyse ganz zurück.

5^{45} nachm.: In einer Parenchymzelle Plasmolyse zurück

6^{00} nachm.: An der beobachteten Stelle sind alle Zellen mit Ausnahme von zweien völlig deplasmolysiert.

6^{30} nachm.: Auch in den zwei stärker plasmolysierten Palisadenzellen ist die Plasmolyse völlig verschwunden. Im ganzen Schnitt, der nun durchgemustert wurde, waren keine plasmolysierten Zellen mehr. Während der ganzen Dauer der Beobachtung wurde mit Fließpapier immer wieder NaCl 1 Mol durchgesaugt, um eine Erhöhung der Konzentration durch Verdunsten des Wassers zu verhindern.

Aus diesen beiden, miteinander übereinstimmenden Versuchen ist zu schließen, daß Palisaden- und Schwammparenchymzellen des Lindenblattes in beträchtlichem Maße für NaCl permeabel sind. Es interessierte mich nun auch, das Verhalten eines Nichtelektrolyten zu prüfen, und ich wählte dazu Rohrzucker.

Versuch 3 (*Tilia cordata*).

6. August 8^{40} vorm. (Regen): Blatt abgeschnitten. Ein Schnitt wurde direkt in 1 Mol NaCl gelegt. Nach 1—2 Min. waren alle Zellen schwach plasmolysiert. Ein neuer Schnitt kam in Rohrzucker 0,3 Mol., 9^{00} vorm. Während der bis 9^{30} dauernden direkten mikroskopischen Beobachtung ist keine Plasmolyse eingetreten.

Ein Schnitt in Saccharose 0,6 Mol. 9^{40} vorm.: Bis 10^{10} keine Plasmolyse. Rohrzucker 0,9 Mol verhielt sich gleich. Ein Schnitt in 1,2 Mol 11^{00} vorm.

11^{15} vorm.: In manchen Zellen eben wahrnehmbare Plasmolyse.

11^{25} vorm.: In allen Zellen schwache Plasmolyse.

11^{45} vorm.: Die Plasmolyse ist stärker geworden (besonders an den Palisadenenden deutlich), stärker als in NaCl 1 Mol.

6^{00} nachm.: Die Plasmolyse ist noch gleich, nicht zurückgegangen.

Die zwei beobachteten Schnitte wurden nun in eine Schale mit Saccharose 1,2 Mol gelegt und über Nacht darin gelassen.

7. August 8^{30} vorm.: Die Plasmolyse ist unverändert, nicht zurückgegangen.

Versuch 4 *(Tilia cordata).*

6. August 7^{00} nachm.: Vier Querschnitte aus dem gleichen Blatt wie in Versuch 3 wurden in Saccharose 1,2 Mol gelegt. Nach etwa 30 Min., als überall Plasmolyse eingetreten war, übertrug ich die Schnitte vom Objektträger in eine Schale mit 1,2 Mol Rohrzucker und ließ sie über Nacht darin.

7. August 8^{45} vorm.: Die Plasmolyse ist unverändert, die Schnitte wurden wieder in die Lösung zurückgebracht.

2^{45} nachm.: Plasmolyse noch gleich, Schnitte wieder in die Schale.

6^{50} nachm.: Plasmolyse immer noch vorhanden.

8. Aug. 8^{20} vorm.: Die Zellen sind an manchen Stellen ganz, an anderen fast ganz deplasmolysiert.

Versuch 3 und 4 ließen also erkennen, daß Rohrzucker zwar auch eindringt, aber nur äußerst langsam, denn während die Plasmolyse in NaCl in $2^1/_2$—5 Stunden völlig zurückgegangen war, dauerte der gleiche Vorgang bei einer annähernd gleich starken Plasmolyse in Saccharose mehr als $1^1/_2$ Tage.

Um noch sicherere Vergleichswerte zu bekommen, stellte ich einige Parallelversuche an, wobei in einem Mikroskop die Plasmolyse in NaCl und in einem zweiten Mikroskop die Plasmolyse in Rohrzucker bei gleicher Vergrößerung beobachtet wurde. Die Konzentrationen der beiden Lösungen wurden so gewählt, daß anfänglich darin annähernd gleich starke Plasmolyse eintrat und während der Versuchsdauer wurde immer wieder frische Lösung durchgesaugt, damit die Konzentration die gleiche blieb.

Versuch 5 *(Tilia cordata).*

7. August 9^{00} vorm. (etwas Sonne, gestern trübe): Blatt abgeschnitten.

Die Schnitte kamen in:

NaCl 1 Mol:	9^{45} vorm.	Saccharose 1,2 Mol:
Protoplasten deutlich von d. Wand abgehoben.	9^{50} „	Protoplasten eben sichtbar von der Wand abgehoben.
Plasmolyse sehr deutlich. Palisaden um schätzungsweise $^1/_6$ verkürzt.	10^{00} „	Plasmolyse schwächer als in NaCl, besonders in den Palisaden, wo der Protoplast an den Enden nur wenig abgehoben ist.

An der beobachteten Stelle ist eine Parenchymzelle gänzlich deplasmolysiert.	10^{30} vorm.	Die Plasmolyse hat ein wenig zugenommen.
In einer Parenchymzelle Plasmolyse zurück.	10^{45} „	
In zwei Parenchymzellen Plasmolyse zurück.	11^{25} „	Die Plasmolyse ist allmählich etwas stärker geworden. In den Palisaden ist der Protoplast an den Enden deutlich abgehob.
In vier Parenchymzellen Plasmolyse völlig zurück.	11^{30} „	
Die Plasmolyse ist in den meisten der beobachteten Zellen ganz, in den anderen fast ganz zurück.	12^{30} nachm.	Die Plasmolyse hat zugenommen und sieht nun etwa so aus wie in NaCl um 10^{00}.
In keiner Zelle des Schnittes ist mehr Plasmolyse sichtbar.	2^{00} „	Plasmolyse unverändert

Um sicher zu sein, daß der Rückgang der Plasmolyse in NaCl nicht etwa durch das allmähliche Absterben der Protoplasten verursacht wurde, saugte ich jetzt eine 2-molige NaCl-Lösung durch. Nach etwa 30 Min. waren an der beobachteten Stelle alle Zellen, in denen die Plasmolyse in NaCl 1 Mol vorher völlig zurückgegangen war, mit Ausnahme von einer, wieder plasmolysiert.

Die Plasmolyse im Rohrzucker wurde allein weiter beobachtet.

2^{50} nachm.: Plasmolyse unverändert. Schnitte in eine geschlossene Schale mit 1,2-moliger Saccharoselösung gelegt.

7^{00} nachm.: Plasmolyse noch vorhanden.

8. August 8^{30} vorm.: Plasmolyse merklich zurückgegangen.

Versuch 6 *(Tilia cordata)*.

7. August 3^{00} nachm. (bewölkt): Blatt abgeschnitten. Die Schnitte kamen in

NaCl 1 Mol:	3^{25} nachm.	Saccharose 1,2 Mol:
Deutliche, schwache Plasmolyse.	3^{30} „	Eben sichtbares Abheben der Protoplasten.
Die meisten Zellen fast völlig deplasmolysiert.	4^{00} „	In den meisten Zellen keine Plasmolyse, in den anderen leichte Abhebung.
Von vereinzelten Ausnahmen abgesehen ist die Plasmolyse im ganzen Schnitt wieder völlig verschwunden.	4^{30} „	Plasmolyse gleich geblieben.

Die Plasmolyse im Rohrzucker wurde weiter beobachtet.

5^{00} nachm.: Keine Änderung. In einem zweiten Schnitte sind viele nichtplasmolysierte Zellen, die anderen aber sind stärker plasmolysiert als im ersten Schnitt. Die beiden Schnitte wurden in eine Schale mit Saccharose 1,2 Mol gelegt.

7^{00} nachm.: Keine auffallende Veränderung.

8. August 8^{45} vorm.: Im einen Schnitt ist nur vereinzelt Plasmolyse sichtbar, im anderen sind die meisten Zellen leicht plasmolysiert.

Versuch 7 (*Tilia cordata*).

8. August 9[05] vorm. (trübe): Blatt abgeschnitten. Die Schnitte kamen in

NaCl 1 Mol:	9[25] vorm.	Saccharose 1,2 Mol:
Plasmolyse deutlich sichtbar.	9[30] „	Eben sichtbares Abheben der Protoplasten.
Plasmolyse stärker. Palisaden um schätzungsweise $^1/_7$—$^1/_6$ verkürzt.	9[40] „	Die Plasmolyse hat etwas zugenommen, ist aber immer noch schwach.
	10[00] „	Plasmolyse stärker.
In einer der beobachteten Parenchymzellen ist die Plasmolyse völlig zurück.	10[15] „	
In einer Parenchymzelle Plasmolyse zurück.	10[30] „	Die Plasmolyse hat zugenommen.
Eine Palisaden- und eine Parenchymzelle deplasmolysiert.	10[40] „	
	10[45] „	Die Plasmolyse ist etwa so stark wie in NaCl 1 Mol um 9[40].
Die meisten der beobachteten Zellen sind ganz, die übrigen fast ganz deplasmolysiert.	11[00] „	Unverändert.
Die Plasmolyse ist, von vereinzelten Ausnahmen abgesehen, im ganzen Schnitt völlig zurück.	11[30] „	Unverändert.
	12[10] nachm.	Unverändert.

Die Versuche 5, 6 und 7 ergaben übereinstimmend, daß zu der Zeit, wo die Plasmolyse in Kochsalz wieder vollständig zurückgegangen ist, eine anfänglich annähernd gleich starke Plasmolyse in Rohrzucker immer noch unverändert ist.

Dieser Satz gilt aber nicht nur für das Palisaden- und Schwammparenchym des Lindenblattes, denn ich fand ihn auch bestätigt für die entsprechenden Gewebe beim Blatt von *Buxus sempervirens*, so daß wir es vermutlich nicht mit einer bloß vereinzelten Erscheinung zu tun haben.

Die Versuchsanordnung bei *Buxus* war die gleiche wie bei *Tilia*, bloß wurden die Versuche mit NaCl und mit Rohrzucker nicht parallel, sondern nacheinander angestellt. Die Konzentrationen der beiden Lösungen wurden wieder so gewählt, daß darin anfänglich annähernd gleich starke Plasmolyse eintrat, deren weiterer Verlauf ebenfalls direkt im Mikroskop beobachtet wurde. Die erhaltenen Resultate sind in der folgenden Tabelle summarisch zusammengestellt.

Versuch 8 (*Buxus sempervirens rotundif.*).

a) Verhalten gegen NaCl:

Datum	plasmolysiert mit	Plasmolyse	deplasmolysiert nach	wieder plasmolysiert mit	Plasmolyse
27. Oktober	0,794 Mol	schwach	2 Std. 15 Min.		
29. "	0,617 "	"	50 "	NaCl 0,838 Mol	schwach
29. "	0,661 "	"	25 "	" 1,014 "	"
30. "	0,661 "	"	1 Std. 35 "	" 0,882 "	"
30. "	0,661 "	"	1 "	" 0,926 "	"
30. "	0,705 "	"	1 " 25 "	" 1,237 "	stark

b) Verhalten gegen Saccharose:

Datum	plasmolysiert mit	Plasmolyse	Plasmolyse noch unveränd. nach	Bemerkungen
31. Oktober	0,975 Mol	schwach	3 Std. 45 Min.	(Versuch hierauf abgebroch.)
2. November	0,975 "	"	5 " 30 "	(" " ")
3. "	0,975 "	"	3 "	hierauf ausgewaschen mit Leitungswasser, Plasmolyse nach 3 Min. zurück. Neu plasmolys. mit Saccharose 0,975 Mol = nach 10 Min. schwache Plasmolyse.

Die Tabelle zeigt, daß schwache Plasmolyse in Kochsalz im Mittel nach 1 Std. 15 Min. völlig zurückgegangen war, während eine gleich starke Plasmolyse in Rohrzucker im Mittel auch nach 4 Std. 5 Min. noch unverändert war. Wurden die Schnitte, deren NaCl-Plasmolyse völlig zurückgegangen war, in eine höhere Kochsalzkonzentration übertragen, so trat wieder Plasmolyse ein, ein Zeichen dafür, daß das Eindringen des NaCl nicht durch das Absterben des Protoplasten verursacht wurde. Im Rohrzucker trat nach Auswaschen mit Wasser, wobei die Plasmolyse in 3 Min. zurück war, aufs neue schwache Plasmolyse ein in derselben Saccharosekonzentration wie zu Anfang. Wir dürfen daraus entnehmen, daß die Menge Rohrzucker, die während der Zeit von 3 Std. in die Zellen eindrang, praktisch gleich Null zu setzen ist.

Der Rückgang der Plasmolyse wurde ferner noch beobachtet bei *Hedera helix*.

Versuch 9 *(Hedra helix)*.

2. November. Ein Schnitt kam in

NaCl 0,617 Mol 3^{05} nachm.: Sofort leichte Plasmolyse,
3^{35} „ : Plasmolyse in zwei Zellen zurück,
3^{40} „ : Plasmolyse in einer Zelle zurück,
4^{00} „ : Plasmolyse an der beobachteten Stelle in allen Zallen zurück.

Aus den Versuchen 1—9 läßt sich, wohl ziemlich allgemein, schließen:

Palisaden- und Schwammparenchymzellen des Laubblattes sind für Kochsalz relativ stark permeabel, für Rohrzucker nur in ganz geringem Maße. Wenn die Plasmolyse in NaCl schon völlig zurückgegangen ist, so ist eine gleichstarke Plasmolyse in Rohrzucker immer noch unverändert. Die während dieser Zeit eindringende Menge Rohrzucker ist praktisch gleich Null.

Daß der Rohrzucker nicht eindringt, ist unabhängig von der Beleuchtung, unter der das Blatt vor dem Versuche gestanden hatte, denn die Rohrzuckerversuche sind an Tagen mit verschiedener Witterung, am gleichen Tage zu verschiedener Zeit, also bei verschiedenen Lichtintensitäten ausgeführt und das Resultat war doch das gleiche.

Die beiden Stoffe Rohrzucker und Kochsalz können uns deshalb dazu dienen, eine allfällige Veränderung der Permeabilität für NaCl unter dem Einfluß der Belichtung festzustellen.

Wir gehen dabei von folgenden Überlegungen aus[1]). Legen wir einen Schnitt, in dessen Zellen der osmotische Druck P herrscht, in eine Kochsalzlösung, deren osmotischer Druck ebenfalls P[2]) ist, so tritt keine Plasmolyse ein, denn während der Versuchszeit dringt eine gewisse Menge NaCl in die Zellen ein, wodurch ein Teil des Außendruckes annulliert wird. Durch Ausprobieren finden wir eine osmotisch höherwertige NaCl-Lösung, in der eben Plasmolyse eintritt. Ihr Druck sei P'. Diese Lösung hält, da sie eben Plasmolyse bewirkt, dem Zelldruck P das Gleichgewicht, sie übt also nur den Druck P aus, trotzdem sie theoretisch den höheren Druck P' erzeugen müßte. Sie hat gewissermaßen einen Druckverlust $P' - P$ erlitten.

1) Man vergleiche hierzu die theoretischen Ausführungen bei Lepeschkin (I).

2) In Wirklichkeit würde man natürlich, Impermeabilität der Plasmahaut für NaCl vorausgesetzt, Plasmolyse nur erhalten, wenn der Außendruck etwas größer wäre als P. Der Einfachheit halber sei er hier gleich P gesetzt.

Dieser Druckverlust, den die permeierende Lösung erleidet, erlaubt uns die Permeabilität zu messen, ein doppelt so hoher Druckverlust bedeutet eine doppelt so hohe Permeabilität.

Zu Vergleichszwecken können wir diesen, wenn man so will, absoluten Druckverlust nicht brauchen, denn der Druck P der Zellen ist ja nicht konstant, sondern wir müssen an dessen Stelle den relativen Druckverlust verwenden, den wir dadurch ausdrücken, daß wir angeben, den wievielten Teil ihres theoretischen Druckes die NaCl-Lösung verloren hat, also $P' - P = \mu P'$, worin P' der theoretische Druck der NaCl-Lösung, $P' - P$ ihr Druckverlust und μ der Druckverlustkoeffizient, oder, da wir die Permeabilität nach dem Druckverlust bemessen, der Permeabilitätskoeffizient ist. Für die Berechnung von μ ergibt sich somit: $\mu = 1 - \frac{P}{P'}$ . . . . (1)

Um μ experimentell zu bestimmen, müssen wir also kennen den theoretischen Druck P' der eben plasmolysierenden NaCl-Lösung und den osmotischen Druck P der Zellen, der gleich ist dem Druck der eben plasmolysierenden, nicht eindringenden Rohrzuckerlösung. Es ist also nötig, parallel mit NaCl und mit Saccharose zu plasmolysieren und aus diesem Grunde empfiehlt es sich, den Permeabilitätskoeffizienten μ auf andere Art zu berechnen.

Wir ermitteln dazu die plasmolytischen Grenzkonzentrationen des Rohrzuckers und des Kochsalzes. Da die beiden Konzentrationen isotonisch sind, so ist, wenn Kochsalz nicht permeiert, das Verhältnis der Konzentration des Rohrzuckers zur Konzentration des Kochsalzes gleich dem Dissoziationsfaktor des Kochsalzes, also:

$$\frac{C\text{-Rohrzucker}}{C\text{-NaCl}} = i \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (2),$$

worin i der Dissoziationsfaktor des NaCl ist.

Wenn nun das Plasma für NaCl permeabel ist, so erhalten wir mit der Konzentration C-NaCl keine Plasmolyse, sondern erst mit der höheren Konzentration C'-NaCl, d. h. die Konzentration C'-NaCl übt nicht ihren wirklichen Druck P', sondern nur den Druck P aus. Die Lösung von der Konzentration C'-NaCl hat also einen Druckverlust $\mu P'$, oder was auf dasselbe hinauskommt, einen Konzentrationsverlust $\mu C'$-NaCl erlitten, da der Druck der Konzentration proportional geht.

$$\text{Also: } C'\text{-NaCl} - C\text{-NaCl} = \mu C'\text{-NaCl}$$
$$\text{Daraus: } C\text{-NaCl} = C'\text{-NaCl}\,(1 - \mu)$$

Setzen wir diesen Wert in (2), so erhalten wir

$$\frac{C\text{-Rohrzucker}}{C'\text{-NaCl}\,(1-\mu)} = i$$

Daraus

$$\frac{C\text{-Rohrzucker}}{C'\text{-NaCl}} = i\,(1-\mu) = i' \quad . \; . \; . \; . \; . \; (3)$$

d. h.: ist die Plasmahaut für NaCl permeabel, so ist der aus den plasmolytischen Grenzkonzentrationen von Rohrzucker und Kochsalz für das letztere ermittelte Dissoziationsfaktor i' gleich dem theoretischen Dissoziationsfaktor mal $1-\mu$.

Aus (3) ergibt sich für den Permeabilitätskoeffizienten der Wert:

$$\mu = 1 - \frac{i'}{i} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; (4)$$ [1]

Diese Ableitung gilt streng genommen nur, wenn wir den Dissoziationsfaktor als konstant annehmen, also mit den isotonischen Koeffizienten rechnen, oder wenn die Schwankungen in der Konzentration des Kochsalzes sich nur innerhalb solcher Grenzen bewegen, daß dadurch der Wert für i nicht wesentlich geändert wird.

Sämtliche im folgenden angegebenen Werte für μ sind nach der Formel (4) berechnet, wobei $\mu = 1{,}70$ gesetzt wurde[2].

Die experimentelle Bestimmung von μ geschah folgendermaßen. Frisch hergestellte Schnitte von derselben Stelle des gleichen Blattes wurden in kleine Näpfe gebracht, die einerseits Kochsalz- anderseits Rohrzuckerlösungen enthielten, und 25 Min. lang darin gelassen. Hierauf übertrug ich die Schnitte auf Objektträger in die gleichen Lösungen und kontrollierte die Plasmolyse mit dem Mikroskop, immer in derselben Reihenfolge, indem ich erst die Kochsalzpräparate von der schwächsten bis zur stärksten angewendeten Konzentration durchmusterte und alsdann in gleicher Reihenfolge die Zuckerpräparate. Für jede Messung wurden die Näpfe aus den Stammflaschen frisch gefüllt, nachdem sie vorher mit Wasser ausgewaschen waren. Es gelangten gewöhnlich fünf verschiedene aufeinanderfolgende Kochsalzkonzentrationen zur Verwendung und

---

1) Man vergleiche Lepeschkin (I). Die dort abgeleitete Formel $\mu_2 = 1 - \frac{K'_2}{k_2}$ ist natürlich mit der obigen identisch, da die isotonischen Koeffizienten (K'_2 u. k_2) den Dissoziationsfaktoren proportional gehen.

2) Die Konzentrationen des NaCl schwankten in meinen Versuchen innerhalb 0,6—1,1 Mol. Nach der Formel von Arrhenius $i = 1 + (k-1)\,a$ berechnet sich i für 0,5 Mol NaCl zu 1,742, für 1 Mol zu 1,681. Wenn wir statt dessen einen mittleren Wert von 1,70 nehmen, so ist das für physiologische Zwecke durchaus genügend.

ebensoviele Zuckerkonzentrationen. Der Konzentrationsunterschied zwischen den einzelnen Lösungen betrug beim Rohrzucker 0,075 Mol = 2,565 % und 0,044 Mol beim Kochsalz = 0,257 %. Diese beiden Unterschiede sind isotonisch, weil *i* gleich 1,7 genommen wurde. Sie wurden gewählt, weil die Plasmolyse, die bei einer dieser Konzentrationen eintrat, in der nächstunteren deutlich schwächer, in der nächsthöheren deutlich stärker war. Die Lösungen wurden von Zeit zu Zeit immer wieder frisch hergestellt, die Zuckerlösungen alle 4—5 Tage, die NaCl-Lösungen in größeren Zeitabschnitten.

Als plasmolytische Grenzkonzentration wurde die genommen, bei der in den meisten Zellen eben leichte Plasmolyse eintrat und wobei in der nächstunteren Konzentration die Zellen nicht, in der nächsthöheren aber deutlich stärker plasmolysiert waren. In jeder Konzentration wurden immer mehrere Schnitte durchgesehen. Die Zellen der verwendeten Objekte reagierten bei dem angewandten Konzentrationsunterschied der plasmolysierenden Lösungen sehr gleichmäßig und ließen schon die geringste Abhebung des Protoplasten deutlich erkennen, so daß sich die Grenzkonzentrationen sehr deutlich feststellen ließen.

Trat in einer Konzentration bloß vereinzelt, nur etwa in dem Fünftel der Zellen eben leichte Plasmolyse ein, während in der folgenden alle Zellen leicht plasmolysiert waren, so wurde als Grenzkonzentration das Mittel dieser beiden Konzentrationen genommen. Die angewendeten plasmolysierenden Lösungen gestatteten also eine Bestimmung der Grenzkonzentrationen mit einer Genauigkeit von 0,037 Mol Saccharose = 1,282 % und von 0,022 Mol NaCl = 0,128 % (= 0,22 % Salpeter).

Da sämtliche plasmolytischen Messungen immer in genau gleicher Weise vorgenommen wurden, so möge hier als Beispiel nur eine einzige vollständig angeführt werden:

Buxus sempervirens:

5. Dez. 08. Blatt abgeschnitten 11,50 vormitt. Trübe, 1,5° C. Temperatur der verwendeten Lösungen: 17,5° C.

		NaCl			Saccharose
Mol	0,75	keine Plasmolyse	Mol	1,05	keine Plasmolyse
„	0,794	„ „	„	1,125	„ „
„	0,838	schwache „	„	1,2	schwache „
„	0,882	etwas stärkere Plasm.	„	1,275	etwas stärkere Plasm.

Plasmolyt. Grenzkonzentrationen: NaCl 0,838 Mol.
Sacch. 1,125 „

$i' = 1{,}125 : 0{,}838 = 1{,}43$

$$\mu = 1 - \frac{1{,}43}{1{,}70} = 0{,}159 = 0{,}160$$

Es dürfte vielleicht für die Erleichterung des Verständnisses von Vorteil sein, wenn wir nun noch versuchen, uns den Permeabilitätskoeffizienten μ in Salpeterwerten vorzustellen, was ja allerdings nicht völlig korrekt ist. Wir bestimmen zu dem Zwecke, was für eine Änderung von μ eingetreten ist, wenn während des Versuches nur die plasmolytische Grenzkonzentration des NaCl um einen bestimmten Betrag sich änderte, die des Rohrzuckers hingegen gleich blieb. Wir finden so z. B., daß einer Änderung von 0,022 Mol NaCl eine mittlere Änderung von $\mu = 0{,}0236$ entspricht (die Angaben für diese Berechnung sind entnommen: Versuch 24*e*, 7. Febr; 24*f*, 15. Dez. und 16. Dez.; 29*c*, 21. Dez.; 30*b*, 18. Jan.). Da wir 0,022 Mol NaCl isotonisch setzen dürfen mit 0,022 Mol Salpeter (= 0,22 %), so entspricht einem Wert von $\mu = 0{,}0236$ ein Salpeterwert von 0,22 %. Daraus berechnet sich für $\mu = 0{,}010$ ein Salpeterwert von 0,093 % = ca. $^1/_{10}$ %. Das heißt also, wenn sich bei gleich bleibendem osmotischem Druck der Permeabilitätskoeffizient für NaCl im Laufe des Versuches um den Wert 0,01 erhöht hat, so muß ich, um mit NaCl-Plasmolyse zu bekommen, eine Konzentration nehmen, deren osmotischer Wert den der anfänglichen Grenzkonzentration des NaCl um $^1/_{10}$ % Salpeter übersteigt.

II. Abhängigkeit der Permeabilität vom Licht.

Die Permeabilitätsbestimmungen, die ich im Sept. 08 an den Blättern von *Tilia cordata*, und im Nov.—Dez. 08 von *Buxus sempervirens*, die beide unter den natürlichen Vegetationsbedingungen standen, vornahm, ergaben übereinstimmend, daß die Permeabilität sich nach den Beleuchtungsverhältnissen änderte. Bei Sonnenschein war sie größer als bei trübem Wetter.

Um einen genaueren Einblick in diese Verhältnisse zu bekommen, war es nötig, die Beziehungen zwischen Permeabilitätsänderung und Licht experimentell zu studieren, wobei die Lichtstärke, die Belichtungsdauer und die Stimmung der Zellen zu berücksichtigen waren. Ich versuchte also die folgenden Fragen zu beantworten:

1. Wie ändert sich die Permeabilität in verschiedenen Intensitäten bei gleich langer Belichtungszeit?

2. Was für Permeabilitätsänderungen treten ein in ein und derselben Intensität bei verschieden langer Belichtung?

3. Besteht eine direkte Beziehung zwischen der zugeführten Lichtmenge und der Größe der Permeabilitätsänderung, so daß einer bestimmten Lichtmenge immer eine bestimmte Permeabilitätsänderung entspricht?

4. Ist die Permeabilitätsänderung, die in bestimmter Intensität bei bestimmter Belichtungsdauer eintritt, immer gleich, oder ändert sie sich nach dem inneren Zustand, der Stimmung der Zellen?

Als Versuchsobjekt dienten vorzüglich abgeschnittene Zweige von *Buxus sempervirens rotundif.*, die sich zu solchen Versuchen ganz gut eignen, da die Blätter meistens in annähernd der gleichen Ebene ausgebreitet sind, so daß sie bequem senkrecht zur Lichtrichtung orientiert werden können. Einige Versuche wurden direkt am Strauche ausgeführt und in einigen anderen verwendete ich Blätter der Linde (*Tilia cordata*).

Sämtliche Versuche mit abgeschnittenen Zweigen, die mit Watte auf mittelgroßen Erlenmayerkolben befestigt waren, führte ich im Dunkelzimmer des Institutes aus, die plasmolytischen Messungen an meinem gewöhnlichen Arbeitsplatz im diffusen Tageslicht.

Als Lichtquelle benutzte ich eine elektrische Lampe von 32 Kerzen, mit mattgeschliffener Birne, die so aufgestellt wurde, daß ihre Längsachse in die Horizontalebene fiel. Die montierten Zweige wurden immer so orientiert, daß die zur Untersuchung kommenden Blätter unmittelbar in der Nähe der verlängerten Birnenachse möglichst senkrecht zur Lichtrichtung standen.

Bei der Bestimmung der Permeabilitätsänderung benutzte ich die Blatthälftenmethode. Der montierte Zweig wurde in der gewünschten Entfernung von der Lichtquelle aufgestellt, sofort eine Hälfte eines Blattes abgeschnitten und deren Permeabilität bestimmt. Nach Ablauf der zu studierenden Belichtungszeit wurde die zweite Hälfte in gleicher Weise geprüft. Um die individuellen Verschiedenheiten einigermaßen zu kompensieren, war es natürlich nötig, immer mehrere Blätter unter den gleichen Versuchsbedingungen zu untersuchen, und als für den betreffenden Versuch gültigen Reaktionswert das Mittel der Einzelreaktionen zu nehmen, eine Methode, die ja in der Physiologie nicht zu umgehen ist.

Da, wie in der Literaturübersicht erwähnt, die Temperatur ebenfalls von Einfluß auf die Permeabilität ist, so bestrebte ich mich, die einzelnen Versuche in möglichst gleicher Temperatur durchzuführen und die in verschiedener Entfernung von der Lampe verschieden hohe Temperatur mit Hilfe der Heizung möglichst gleichmäßig zu machen. Absolut gelang das zwar nicht, doch praktisch so, daß meine Versuche kaum gestört wurden. In den mitgeteilten Versuchsprotokollen ist immer die während des Versuches herrschende Temperatur angegeben. Gemessen wurde sie durch ein neben dem Zweig frei aufgehängtes Thermometer.

1. Abhängigkeit der Permeabilität von der Lichtintensität.

In diesen Versuchen wurde bei wechselnder Intensität die Beleuchtungsdauer konstant gehalten. Sie betrug immer annähernd 24 Std. Im einzelnen ist zu der Versuchsanordnung noch folgendes zu bemerken. Nach Aufstellung des Zweiges in der gewollten Entfernung von der Lampe wurde sogleich in der abgeschnittenen Hälfte eines 1. Blattes und hierauf in der eines 2. und eines 3. die Permeabilität bestimmt. Den Zweig ließ ich in der betreffenden Lichtintensität stehen und untersuchte am folgenden Tage die drei stehen gelassenen Blatthälften zur gleichen Zeit wie die drei entsprechenden Hälften am vorigen Tag. Aus den drei Messungen des ersten und den dreien des zweiten Tages wurde der Mittelwert der Anfangs- und der Endpermeabilität und daraus der Größe der eingetretenen Reaktion bestimmt. Da die Anfangspermeabilität in den einzelnen Versuchen verschieden groß war, so war es nötig, die Permeabilitätsänderuug auf eine bestimmte Anfangspermeabilität zu reduzieren, und ich rechnete sie deshalb in Prozente der Anfangspermeabilität um.

Die vier ersten Versuche wurden insofern etwas anders angestellt, als dabei an jedem Tage je vier Permeabilitätsbestimmungen gemacht wurden, wobei ich aber die Blatthälftenmethode nicht so genau anwandte.

Es sollen nun nach diesen Vorbemerkungen die einzelnen Versuche mitgeteilt werden.

Versuch 10.

Ohne Licht, völlig verdunkelt. — Zweig abgeschnitt. 6. Jan. 09 8^{45} vorm., sonnig, — 6° C. Beginn der Verdunkelung 9^{00} vorm.

Datum	Temperatur[1])		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkel-raum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
6. Jan. 8^{45} vm.			1	0,926	1,2	1,28	0,247	
11^{00} "	20	19	1	0,882	1,2	1,36	0,200	0,219 =
12^{00}	19	18	2	0,860	1,125	1,30	0,236	100
6^{50} nm.	19	18,25	2	0,816	1,125	1,37	0,194	
7. Jan. 9^{25} vm.	20	16	3	0,750	1,05	1,40	0,177	
2^{00} nm.	20	17	3	0,750	1,05	1,40	0,177	0,176 =
4^{40} "	20	17	4	0,794	1,087	1,37	0,194	80,36
6^{05} "	20	17,75	5	0,705	1,012	1,43	0,159	

Versuch 11.

Entfern. von der Lampe 50 cm. — Zweig abgeschn. 18. Jan. 09 9^{15} vorm., Sonne, 0° C. Beginn der Beleuchtung 10^{00} vorm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkel-raum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar			
18. Jan. 9^{15} vm.			1	0,816	1,162	1,42	0,165	
1^{45} nm.	20,5	18	1	0,816	1,087	1,33	0,218	0,191 =
4^{45} "	20,5	18	2	0,816	1,125	1,37	0,194	100
5^{55} "	20,25	18	3	0,838	1,162	1,38	0,189	
19. Jan. 9^{10} vm.	20	17,5	2	0,838	1,125	1,34	0,212	
10^{35} "	21	18	3	0,860	1,162	1,35	0,206	0,240 =
5^{00} nm.	21	18	4	0,860	1,050	1,22	0,283	125,65
6^{15} "	21	19	5	0,860	1,087	1,26	0,259	

Versuch 12.

Entfern. von der Lampe 35 cm. — Zweig abgeschn. 8. Febr. 09, 8^{45} vorm., hell, — 4° C. Beginn der Beleuchtung 9^{00} vorm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkel-raum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
8. Febr. 8^{45} vm.			1	0,926	1,237	1,23	0,218	
1^{30} nm.	19,5	19	1	0,904	1,162	1,28	0,247	0,219 =
2^{20} "	19,75	19	2	0,860	1,162	1.35	0,206	100
5^{00} "	19,75	18,3	3	0,860	1,162	1,35	0,206	
9. Febr. 8^{20} vm.	19	17	2	0,860	1,125	1,30	0,236	
10^{40} "	19	17	3	0,816	1,125	1,37	0,194	0,201 =
1^{35} nm.	20,5	17	4	0,838	1,125	1,34	0,212	91,78
2^{30} "	19,5	17,6	5	0,816	1,162	1,42	0,165	

1) Die Temperaturen verstehen sich in allen Versuchen in C°.

Versuch 13.

Entfernung von der Lampe 10 cm. — Zweig abgeschnitten 1. Febr. 09, 2^{25} nachm., es schneit, trübe, + 1° C. — Beginn der Beleuchtung 2^{25} nachm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkelraum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
1. Febr. 3^{25} nm.	22,3	16,5	1	0,992	1,237	1,24	0,271	0,261 = 100
4^{50} „	22	17	2	1,058	1,350	1,27	0,253	
5^{50} „	22,75	17,25	3	1,036	1,312	1,26	0,259	
2. Febr. 8^{35} vm.	22	17	1	1,036	1,312	1,26	0,259	0,219 = 83,90
9^{55} „	22	17	2	0,948	1,275	1,34	0,212	
11^{35} „	22	17	4	0,948	1,237	1,30	0,234	
2^{10} nm.	22	17	5	0,904	1,275	1,41	0,171	

Die Abhängigkeit der Permeabilität von der Lichtstärke ist in ihren Grundzügen durch die vorliegenden vier Versuche bereits bestimmt. Sie gaben ein Resultat, das mich überraschte: Bei Abwesenheit von Licht nahm die Permeabilität ab, in einer gewissen Lichtintensität zu, in einer stärkeren Intensität wieder ab und in noch stärkerer Intensität noch stärker ab.

Damit dieses Resultat noch besser gestützt und weiter ausgebaut würde, waren neue Versuche nötig. Dabei war zu berücksichtigen, daß die bisherigen Versuche zeitlich nacheinander durchgeführt wurden und es schien mir deshalb notwendig, Versuche bei verschiedener Intensität gleichzeitig vorzunehmen. Da die Messungen viel Zeit in Anspruch nehmen, war mir nur möglich, je zwei Versuche gleichzeitig auszuführen, doch genügte das völlig, wie aus dem folgenden hervorgeht. Der leichteren Übersicht wegen mögen die Resultate der Versuche 10—17 in einer besonderen Tabelle zusammengestellt werden. Die Protokolle der Versuche 14—17 finden sich im Anhang.

Abhängigkeit der Reaktion von der Lichtstärke.

Versuchsobjekt: *Buxus sempervirens rotundif.*, abgeschn. Zweige.
Versuchsort: Dunkelzimmer.
Lichtquelle: Elektrische Lampe von 32 Kerzen.
Temperatur (während der Versuche): 19—22° C.

Nr. des Vers.	Datum	Temperatur im Dunkelzimmer	Anfangs-permeabil. μ =	End-permeabil. μ =	Größe u. Richtung der Reaktion = Änderg. von μ		Entfern. von der Lichtquelle
13	1./2. Febr.	22—22,75, meist 22	0,26	0,22	—16 %	—14,5 %	10 cm
14a	25./26. „	21,75—22 „ 22	0,29	0,24	—13 %		

Fortsetzung der Tabelle.

Nr. des Vers.	Datum	Temperatur im Dunkelzimmer	μ = Anfangs-permeabil.	μ = End-permeabil.	Größe u. Richtung der Reaktion = Änderg. von μ	Entfern. von der Licht-quelle
12	8./9. Febr.	19—20,5 meist 19,5	0,22	0,20	— 8 %	
15a	16./17. „	20,5—21,25 „ 21	0,20	0,19	— 5,5% } — 6 %	35 cm
14b	25./26. „	18,75—19 „ 19	0,30	0,28	— 5 %	
11	18./19. Jan.	20—21 meist 21	0,19	0,24	+ 26 %	
15b	16./17. Febr.	20,25—21	0,22	0.25	+ 14 % } + 22 %	50 cm
16a	18./19. „	20—20,5 „ 20	0,20	0,26	+ 26 %	
16b	18./19. Febr.	20—20,5 meist 20,5	0,22	0,26	+ 18 % } + 16 %	60 cm
17a	22./23. „	19—20 „ 20	0,23	0,26	+ 14 %	
17b	22./23. Febr.	19—20	0,23	0,23	0 %	90 cm
10	6./7. Jan.	19—20 meist 20	0,22	0,18	— 20 %	∞

Stellen wir dieses Resultat graphisch dar, indem wir die Entfernungen von der Lichtquelle als Abszissen, die zugehörigen Änderungen des Permeabilitätskoeffizienten μ als Ordinaten auftragen, so erhalten wir eine Kurve, deren Ähnlichkeit mit der Kurve sofort auffällt, die beim Heliotropismus den Zusammenhang zwischen Lichtstärke und Stärke der Krümmung ausdrückt, also

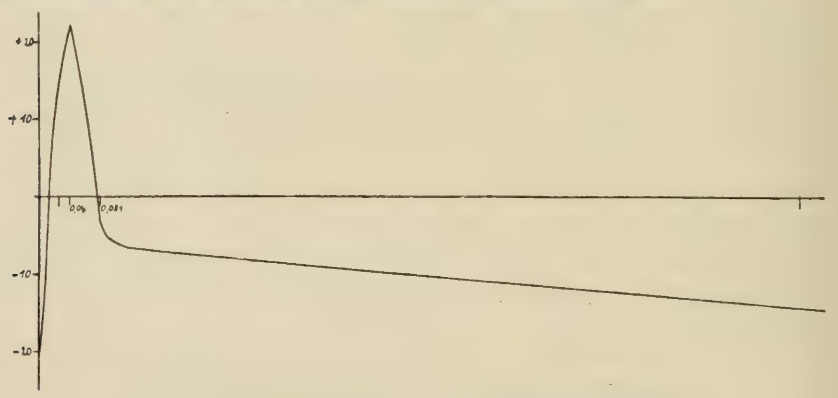


Fig. 1. Kurve der Reaktion bei 24-stündiger Belichtung.
Die Änderungen des Permeabilitätskoeffizienten μ (in %) sind als Ordinaten aufgetragen, während auf der Abszisse die Lichtintensitäten verzeichnet sind, wobei 1 = ca. 3000 Meter-Kerzen ist. Die Kurve ist konstruiert nach den Angaben der obigen Tabelle.

in der Nähe der Lichtquelle Abnahme der Permeabilität, weiter weg geringere Abnahme, Indifferenz, immer stärker werdende Zunahme, bis ein Optimum erreicht ist, Schwächerwerden der Zunahme, Indifferenz und immer stärker werdende Abnahme.

Während in der Tabelle der Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Größe der Permeabilitätsänderung klar hervortritt, ist ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen dieser und der Anfangspermeabilität nicht zu erkennen. Bei gleicher Anfangspermeabilität kann die Permeabilitätsänderung, je nach der Lichtintensität ganz verschieden sein (man vergleiche in der Tabelle die Versuche 12, 15*b*, 16*b* und 10; 15*a* und 16*a*; 17*a* und 17*b*) und umgekehrt kann bei gleicher oder fast gleicher Permeabilitätsänderung die Anfangspermeabilität verschieden sein (man vergleiche in der Tabelle 15*a* und 14*b*, 11 und 16*a*). Ebensowenig läßt sich eine bestimmte Gesetzmäßigkeit erkennen zwischen der erreichten Endpermeabilität und der Lichtintensität. Es darf deshalb wohl geschlossen werden, daß es sich bei der Permeabilitätsänderung nicht darum handelt, daß die Permeabilität sich in einer bestimmten Lichtintensität auf eine bestimmte Höhe einstellt, sondern in einer bestimmten Lichtintensität erfolgt eine bestimmte Anderung der Anfangspermeabilität unabhängig von deren Höhe.

Da zwischen der Temperatur im Freien, unter der die Versuchszweige gestanden hatten, und der Temperatur im Dunkelzimmer eine beträchtliche, in den einzelnen Versuchen verschieden starke Differenz war, so ist nun noch zu untersuchen, ob diese Differenz auf die Permeabilitätsänderung einen Einfluß hatte. Dies scheint nicht der Fall gewesen zu sein, denn aus der folgenden Tabelle geht hervor, daß bei gleicher Differenz zwischen Außen- und Innentemperatur die Permeabilitätsänderung 'ganz verschieden ausfiel, je nach der Intensität des Lichtes, und daß gleich starke Permeabilitätsänderung in derselben Lichtstärke eintrat, auch wenn die Temperaturdifferenz verschieden war.

Nr. des Versuchs	Temperatur im Freien	Temperatur i. Dunkelzim.	Temperatur-differenz	Änderung der Permeabilität	Entfernung von der Lampe
13	+ 1	22	21	— 16 %	10 cm
15a	0	21	21	— 5,5 %	35 „
11	0	21	21	+ 26 %	50 „
16b	— 1	20,5	21,5	+ 18 %	60 „
17b	— 2	19,5	21,5	0 %	90 „
11	0	21	21	+ 26 %	50 cm
16	— 5	20	25	+ 26 %	50 „
15a	0	21	21	— 5,5 %	35 „
14b	— 9,5	19	28,5	— 5 %	35 „

Die bisher mitgeteilten Versuche waren alle in der relativ hohen Temperatur 19—20° C ausgeführt werden. Aber auch in tieferer Temperatur macht sich die Wirkung des Lichtes geltend, wie aus dem folgenden Versuch hervorgeht.

Versuch 18.

19. Dez. 08, 8^{45} vorm., trübe, 5° C. Zweig abgeschnitten, eine Blatthälfte sofort untersucht. Der Zweig wurde auf einem Erlenmayer montiert und vor dem Fenster aufgestellt, während auf der inneren Seite des Fensters, im Zimmer eine Auerlampe aufgestellt wurde, so daß die Blätter hell beleuchtet waren. Die Temperatur, neben den Blättern gemessen, betrug 9° C.

Datum	Temp. i. Freien	Temp. d. Lösung	Blatthälfte	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
19. Dez. 8^{45} vm.	5	18	1	0,794	1,200	1,51	0,112	= 100
11^{00} „	9	18	2	0,838	1,200	1,43	0,159	= 141

Von Interesse ist es ferner noch, zu sehen, daß die Wirkung des Lichtes nicht nur in Blättern abgeschnittener Zweige zutage tritt, sondern auch in solchen, die am Strauch belassen wurden. Die betreffenden Versuche wurden folgendermaßen angestellt:

1. Die Permeabilität wurde bestimmt vor Erscheinen der Sonne und zum zweiten Mal nachdem die Blätter eine Zeitlang von der Sonne beschienen waren. Die Permeabilität nahm zu.

2. Die Blätter befanden sich während einer gewissen Zeit in trübem Tageslicht. Die Permeabilität nahm in dieser Zeit ab.

3. Die Blätter wurden während einer gewissen Zeit am Strauch mit Stanniol verdunkelt. Die Permeabilität nahm während dieser Zeit ab, unabhängig ob währenddem trübes Tageslicht, teilweise Sonnenschein, oder fortwährend Sonnenschein herrschte.

Die Einzelheiten der Resultate dieser drei Versuche sind im folgenden zusammengestellt. Es wurde immer die Blatthälftenmethode angewendet, so daß also nur Hälften des gleichen Blattes miteinander verglichen sind.

Versuch 19.

30. Nov. 08,	8^{55} vm.	Hell, noch keine Sonne, hierauf Sonne.	— 1°	μ 0,159 = 100
	11^{00} „	Sonne.	0°	0,212 = 133
	2 Std. 5 Min.		1	+ 33 %
1. Dez. 08,	8^{30} vm.	Hell, noch keine Sonne, hierauf Sonne.	— 3°	μ 0,130 = 100
	11^{00} „	Sonne.	0°	0,189 = 145
	2 Std. 30 Min.		3	+ 45 %

3. Dez. 08, 9^{40} vm.	Leicht bewölkt, hierauf teilweise Sonnenschein.	3,5 °	μ 0,159 = 100
1^{25} nm.		5,5 °	0,189 = 119
3 Std. 45 Min.		2 °	+ 19 %

Versuch 20.

2. Dez. 08, 8^{15} vm.	Leicht bewölkt.	— 0,5 °	μ 0,200 = 100
11^{10} „		2 °	0,171 = 85
2 Std. 55 Min.		2,5 °	— 15 %
4. Dez. 08, 8^{15} vm.	Nebel, trübe.	1 °	μ 0,200 = 100
11^{45} „		2 °	0,183 = 91
3 Std. 30 Min.		1 °	— 9 %
15. Dez. 08, 8^{45} vm.	Trübe, schwacher Regen.	5 °	μ 0,165 = 100
11^{45} „		5 °	0,159 = 96
3 Std.		0	— 4 %

Versuch 21.

14. Dez. 08, 9^{05} vm.	Hell, Sonne.	5 °	μ 0,194 = 100
11^{55} „	9^{05} — 11^{55}: Verdunkelung mit Stanniol, während dieser Zeit Sonnenschein.	8 °	0,147 = 76
2 Std. 50 Min.		3 °	— 24 %
18. Dez. 08, 8^{50} vm.	Ziemlich bewölkt.	2 °	μ 0,106 = 100
5^{25} nm.	8^{50} — 5^{25} nm.: Verdunkelg. mit Stanniol, währenddem teils Sonnenschein, teils bewölkt.	5 °	0,059 = 55
8 Std. 35 Min.		3 °	— 45 %
19. Dez. 08, 8^{25} vm.	Trübe, regnerisch.	4,5 °	μ 0,089 = 100
5^{25} nm.	8^{25} — 5^{25} nm.: Verdunkelg. mit Stanniol, währenddem trübe und Regen.	7 °	0,030 = 34
9 Std.		2,5 °	— 66 %

Vergleichen wir in Versuch 19 die zwei ersten Permeabilitätsänderungen mit dem in der Tabelle S. 190 für die optimale Lichtintensität gefundenen Werte (50 cm Entfernung), so fällt auf, daß im ersten Fall die Änderung der Permeabilität größer war, trotzdem sie sich auf eine kürzere Zeit bezieht. Ebenso sind die in Versuch 21 mitgeteilten Permeabilitätsänderungen in zwei Fällen ziemlich größer als der in der Tabelle S. 190 für den Verdunkelungsversuch angegebene Wert, trotzdem auch hier die Versuchszeit im letzten Fall größer war als im ersten. Man wird geneigt sein,

daraus zu schließen, daß die Reaktionsfähigkeit in den abgeschnittenen Zweigen vermindert war. Dieser Schluß ist aber nicht ohne weiteres zwingend, denn wir dürfen Mittelwerte nur mit Mittelwerten, nicht mit Einzelwerten, und auch nicht Einzelwerte unter sich vergleichen, da ziemlich starke individuelle Verschiedenheiten vorkommen können. So waren z. B. in Versuch 16*a* die Permeabilitätsänderungen: 1. Blatt + 50 %, 2. Blatt + 12 %, 3. Blatt + 22 %. Immerhin aber soll nicht behauptet werden, daß durch das Abschneiden nicht eine Verminderung der Reaktionsfähigkeit möglich ist. Da wir aber auch keinen Grund haben anzunehmen, daß diese Verminderung in den einzelnen Versuchen sehr verschieden stark ausfiel, so würden die erhaltenen Werte, auf unverminderte Reaktionsfähigkeit korrigiert, nur relativ geändert werden müssen.

Es sollen nun noch einige Verdunkelungsversuche mit *Tilia cordata* mitgeteilt werden, die das gleiche Resultat hatten, wie die Verdunkelung bei *Buxus*.

Versuch 22.

30. Sept. 08, 3^{00} nm. Sonne, 24° C. µ 0,31.

Der Zweig mit der stehengelassenen Blatthälfte wurde im Dunkelzimmer ohne Beleuchtung aufgestellt von 3^{15}—5^{15} nm. Temp. 18—19° C.

5^{15} nm. µ 0,22.

Versuch 23[1]).

21. Juli 09, 4^{00} nm. Sonne, 26° C. µ 0,17.

Die stehengelassene Blatthälfte wurde mit Stanniol verdunkelt von 4—6 Uhr.

6^{00} nm. 23° C. µ 0,07.

22. Juli 09, 4^{00} nm. Sonne, 27° C. µ 0,125.

Die am Baum stehengelassene Blatthälfte mit Stanniol verdunkelt von 4—6 Uhr.

6^{00} nm. 24° C. µ 0,091.

Auf Grund der Versuche, die in diesem Abschnitte mitgeteilt sind, können wir zusammenfassend die Beziehungen zwischen Permeabilitätsänderung und Lichtstärke so ausdrücken:

Werden Blätter während einer bestimmten Zeit verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt, so sind nach Ablauf dieser Zeit in den einzelnen Intensitäten für diese charakteristische, nach Größe und Richtung bestimmte Permeabilitätsänderungen eingetreten.

---

1) Die Permeabilitätsbestimmungen in Versuch 23 wurden mit Glukose und Saccharose ausgeführt. Sie sind im 2. Teil ausführlich mitgeteilt.

2. Abhängigkeit der Permeabilität von der Belichtungsdauer.

Nach dem Ergebnis des vorigen Abschnittes, daß in höheren Intensitäten negative Reaktion (Permeabilitätsabnahme) eintritt, lag es nahe, zu untersuchen, ob das bei Beleuchtungszeiten, die kleiner sind als 24 Std. auch noch der Fall ist, oder ob nicht etwa bei kurzer Belichtung erst positive Reaktion eintritt und erst später negative.

Zur Entscheidung dieser Frage mußten die Versuche in einer Lichtintensität durchgeführt werden, in der bei 24-stündiger Belichtung starke negative Reaktion eintritt. Dazu war geeignet die relative Intensität 1, in 10 cm Entfernung von meiner Lampe.

Da ich, schon bevor ich diese Versuche anstellte, die im 4. Abschnitt mitgeteilte Stimmungsänderung studiert hatte, so suchte ich mein Material möglichst gleichmäßig und tief zu stimmen, indem ich die abgeschnittenen Zweige vor Versuchsbeginn jeweilen ungefähr 24 Std. unter einem schwarzen Zylinder verdunkelte.

Im folgenden sei die ausgeführte Versuchsreihe vollständig mitgeteilt.

Versuch 24.

Entfernung von der Lampe: 10 cm.

a) Belichtungsdauer 7,5 Min.

Datum	Temp. i. Dunkelz.	Temp. d. Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
26. Nov. 10^{25} vm.	22,5	18,5	0,772	1,050	1,360	0,200	
$10^{32,5}$ „		18,5	0,772	1,050	1,360		0,200
26. Nov. 11^{25} vm.			0,750	1,050	1,400	0,177	
$11^{32,5}$ „			0,750	1,050	1,400		0,177
27. Nov. 9^{25} vm.		18,5	0,683	1,050	1,537	0,096	
$9^{32,5}$ „		18,5	0,683	1,050	1,537		0,096
7. Dez. 8^{50} vm.		19	0,727	1,050	1,444	0,151	
$8^{57,5}$ „			0,727	1,050	1,444		0,151
7. Dez. 11^{55} vm.		19	0,705	1,050	1,489	0,124	
$12^{02,5}$ nm.	21,5		0,705	1,050	1,489		0,124
7. Dez. 4^{10} nm.		19	0,727	1,050	1,444	0,151	
$4^{17,5}$ „	22		0,727	1,050	1,444		0,151

Mittelwert der Permeabilität (μ). Anfang: 0,149
Ende: 0,149

Änderung der Permeabilität . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 6 0.

b) Belichtungsdauer 11 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
15. Jan. 9^{09} vm.			0,772	1,050	1,360	0,200	
9^{20} „	21,5	18	0,772	1,050	1,360		0,200
15. Jan. 9^{57} vm.	23	18	0,772	1,050	1,360	0,200	
10^{08} „			0,772	1,050	1,360		0,200
15. Jan. $10^{41,5}$ vm.	23	18	0,750	1,050	1,400	0,177	
$10^{52,5}$ „			0,750	1,050	1,400		0,177
15. Jan. $11^{24,5}$ vm.	23,5	18	0,772	1,050	1,360	0,200	
$11^{35,5}$ „			0,772	1,050	1,360		0,200
15. Jan. 1^{27} nm.			0,772	1,050	1,360	0,200	
1^{38} „	23	18,5	0,750	1,012	1,349		0,207
15. Jan. 2^{09} nm.	23,5	18,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
2^{20} „			0,750	1,050	1,400		0,177

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,192 = 100
Ende: 0,193 = 100,52

Änderung der Permeabilität . . . . + 0,5 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . 5 0, 1 +.

c) Belichtungsdauer 13 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
8. Feb. $10^{54,5}$ vm.		18,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
$11^{07,5}$ „			0,727	1,012	1,392		0,182
8. Feb. 2^{34} nm.	23	19	0,772	1,087	1,408	0,172	
2^{47} „			0,772	1,050	1,360		0,200
8. Feb. 3^{14} nm.	23	19	0,772	1,050	1,360	0,200	
3^{27} „			0,772	1,050	1,360		0,200
9. Feb. 10^{21} vm.			0,727	1,012	1,392	0,182	
10^{34} „	22	18	0,750	1,012	1,349		0,207
10. Feb. 9^{36} vm.			0,705	0,937	1,329	0,219	
9^{49} „	23	18	0,705	0,937	1,329		0,219
10. Feb. 10^{18} „			0,772	1,050	1,360	0,200	
10^{31} „	23	18	0,772	1,050	1,360		0,200

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,192 = 100
Ende: 0,201 = 104,68

Ändernng der Permeabilität . . . . + 4,5 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . 2 +, 4 0.

d) Beleuchtungsdauer 15 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
24. Nov. 9^{10} vm.		18	0,683	1,050	1,537	0,096	
9^{25} „			0,661	1,012	1,531		0,100
24. Nov. 10^{20} vm.	22		0,683	1,012	1,481	0,129	
10^{35} „			0,683	1,012	1,481		0,129
26. Nov. 9^{15} vm.		18	0,772	1,087	1,408	0,172	
9^{30} „	22,5		0,750	1,050	1,400		0,177
1. Dez. 9^{45} vm.			0,705	1,012	1,435	0,156	
10^{00} „	22	19	0,750	1,012	1,349		0,207
1. Dez. 11^{10} vm.			0,750	1,050	1,400	0,177	
11^{25} „	22,5	19,5	0,750	1,050	1,400		0,177
1. Dez. 1^{40} nm.			0,750	1,012	1,349	0,207	
1^{55} „	22	19	0,727	0,975	1,341		0,212

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,156 = 100
Ende: 0,167 = 107,05

Änderung der Permeabilität . . . . . + 7 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . . 3 +, 3 0.

e) Beleuchtungsdauer 20 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
5. Feb. 2^{39} nm.	23,5	18,5	0,772	1,050	1,360	0,200	
2^{59} „			0,772	1,050	1,360		0,200
5. Feb. 3^{24} „	24	18,5	0,772	1,087	1,408	0,172	
3^{44} „			0,772	1,012	1,310		0,230
7. Feb. 11^{05} vm.			0,750	1,012	1,349	0,207	
11^{25} „	22,5	18	0,772	1,012	1,310		0,230
7. Feb. 3^{15} nm.	22,5	18,5	0,772	1,050	1,360	0,200	
3^{35} „			0,750	0,975	1,300		0,236
7. Feb. $3^{57,5}$ nm.	22,5	18,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
$4^{17,5}$ „			0,727	1,012	1,392		0,182
8. Feb. 9^{29} vm.	22	18,2	0,772	1,089	1,408	0,172	
9^{49} „	22	18,2	0,750	1,012	1,349		0,207

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,188 = 100
Ende: 0,214 = 113,82

Änderung der Permeabilität . . . . . + 14 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . 5 +, 1 0.

f) Beleuchtungsdauer 22 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
4. Dez. 9^{45} vm.			0,727	1,012	1,392	0,182	
10^{07} "	22,5	20	0,727	0,975	1,342		0,211
4. Dez. 11^{00} vm.			0,705	1,012	1,435	0,156	
11^{22} "			0,683	0,975	1,427		0,161
11. Dez. 11^{15} vm.			0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{37} "	22		0,727	0,937	1,288		0,243
14. Dez. 2^{10} nm.			0,750	1,050	1,400	0,177	
2^{32} "	21	19	0,750	1,012	1,349		0,207
15. Dez. 10^{02} vm.	20,5	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
10^{24} "			0,750	1,012	1,349		0,207
16. Dez. 10^{03} vm.	23	20	0,727	1,050	1,444	0,151	
10^{25} "			0,750	1,050	1,400		0,177

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,171 = 100
Ende: 0,201

Änderung der Permeabilität . . . . + 17,5 % = 117,54
Reaktion der einzelnen Blätter . . . alle 6 +.

g) Beleuchtungsdauer 30 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
23. Nov. 8^{45} vm.		18	0,705	1,050	1,489	0,124	
9^{15} "	22	18	0,705	1,050	1,489		0,124
23. Nov. 10^{25} vm.		18,5	0,705	1,050	1,489	0,124	
10^{55} "	23	18,5	0,705	1,050	1,489		0,124
23. Nov. 11^{35} vm.		18,5	0,705	1,050	1,489	0,124	
12^{05} nm.	22,5	19	0,705	1,050	1,489		0,124
8. Dez. 8^{45} vm.		18	0,727	1,012	1,392	0,182	
9^{15} "	23		0,727	1,012	1,392		0,182
8. Dez. 11^{05} vm.		18,5	0,705	1,012	1,435	0,156	
11^{35} "	23	19	0,705	0,975	1,382		0,187
9. Dez. 8^{40} vm.			0,772	1,125	1,457	0,143	
9^{10} "	21,5	19	0,772	1,125	1,457		1,143

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,142 = 100
Ende: 0,147

Änderung der Permeabilität . . . . + 3,5 % = 103,52
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 1 +, 5 0.

h) Beleuchtungsdauer 1 Std.

Datum	Temp. im Dunkel-zimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
16. Nov. 4[15] vm.	21,3	19	0,727	1,050	1,444	0,151	
5[05] „	21,3	19,5	0,727	1,050	1,444		0,151
16. Nov. 2[30] nm.	21,3	19	0,683	0,937	1,372	0,193	
3[30] „	21,3	19	0,683	0,937	1,372		0,193
18. Nov. 2[30] nm.			0,727	1,125	1,547	0,090	
3[30] „	21,3	18,5	0,727	1,125	1,547		0,090
9. Dez. 10[50] vm.		18,5	0,727	0,975	1,341	0,212	
11[50] „	22	18,5	0,727	0,975	1,341		0,212
9. Dez. 1[30] nm.		18,5	0,727	0,975	1,341	0,212	
2[30] „	23	18,5	0,727	0,975	1,341		0,212
11. Dez. 9[00] vm.		18,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
10[00] „	22	18,5	0,750	1,050	1,400		0,177

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,172 = 100
Ende: 0,172 = 100

Änderung der Permeabilität . . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 6 0.

i) Beleuchtungsdauer 1½ Std.

Datum	Temp. im Dunkel-zimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
4. Feb. 10[28] vm.		19,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
11[58] „	24		0,750	1,050	1,400		0,177
4. Feb. 1[52] nm.	23	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
3[22] „	24	19	0,750	1,050	1,400		0,177
4. Feb. 2[24] nm.	23	19	0,750	1,050	1,400	0,177	
3[54] „	24	19,5	0,772	1,087	1,408		0,172
5. Feb. 9[00] vm.	23	18	0,794	1,087	1,369	0,195	
10[30] „	24	18	0,794	1,087	1,369		0,195
5. Feb. 9[30] vm.	23	18	0,772	1,050	1,360	0,200	
11[00] „	24	18	0,794	1,087	1,369		0,195
5. Feb. 10[00] vm.	23	18	0,750	1,050	1,400	0,177	
11[30] „	24	18	0,772	1,087	1,408		0,172

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,184 = 100
Ende: 0,181 = 98,36

Änderung der Permeabilität . . . . — 1,5 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 4 —, 2 0.

k) Beleuchtungsdauer 2 Std.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
16. Nov. 11^{30} vm.	21,5		0,683	0,937	1,372	0,193	
1^{30} nm.	21,3	19	0,683	0,975	1,427		0,161
18. Nov. 8^{45} vm.		18	0,683	1,012	1,481	0,129	
10^{45} „	21,3	18,5	0,683	1,012	1,481		0,129
18. Nov. 11^{45} vm.		18,3	0,683	1,012	1,481	0,129	
1^{45} nm.	21,3	18,3	0,661	0,975	1,475		0,133
14. Dez. 8^{45} vm.		18,5	0,750	1,087	1,449	0,148	
10^{45} „	21,5	19	0,727	1,050	1,444		0,151
14. Dez. 11^{30} vm.		19	0,750	1,012	1,349	0,207	
1^{30} nm.	21,5	19	0,750	1,050	1,400		0,177
15. Dez. 9^{15} vm.		19	0,705	1,050	1,489	0,124	
11^{15} „	21	19	0,705	1,050	1,489		0,124

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,155 = 100
Ende: 0,145
Änderung der Permeabilität . . . . — 6,5 % = 93,54
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 2 —, 4 0.

l) Beleuchtungsdauer 3 Std.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
5. Feb. 1^{30} nm.	24	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
4^{30} „	24	19	0,750	1,050	1,400		0,177
5. Feb. 2^{00} nm.	24	18,5	0,750	1,012	1,349	0,207	
5^{00} „	24	18,8	0,750	1,050	1,400		0,177
8. Feb. 8^{55} vm.			0,772	1,087	1,408	0,172	
11^{55} „	22	19	0,772	1,087	1,408		0,172
8. Feb. 1^{30} nm.	23		0,794	1,012	1,274	0,251	
4^{30} „	23	19	0,750	1,012	1,349		0,207
8. Feb. 2^{00} nm.		19	0,750	1,050	1,400	0,177	
5^{00} „	23	19	0,727	1,050	1,444		0,151
10. Feb. 8^{44} vm.		17,5	0,727	1,050	1,444	0,151	
11^{44} „	23	18	0,727	1,050	1,444		0,151

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,190 = 100
Ende: 0,172
Änderung der Permeabilität . . . . — 9,5 % = 90,52
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 4 —, 2 0.

m) Beleuchtungsdauer 4 Std.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ Anfang	μ Ende
19. Nov. 9^{40} vm.		18,5	0,683	0,975	1,427	0,161	
1^{40} nm.	21	18,3	0,705	1,012	1,435		0,156
19. Nov. 10^{30} vm.	21,5	18	0,683	0,975	1,427	0,161	
2^{30} nm.	21	18,5	0,683	1,050	1,537		0,096
20. Nov. 9^{30} vm.		18,5	0,683	1,012	1,481	0,129	
1^{30} nm.	20	19	0,683	1,050	1,537		0,096
16. Dez. 9^{30} vm.		19	0,727	1,012	1,392	0,182	
1^{30} nm.	23	19	0,683	0,975	1,427		0,161
17. Dez. 10^{40} vm.		19,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
2^{40} nm.	24,5	20	0,727	1,012	1,392		0,182
18. Dez. 9^{30} vm.	23	19,5	0,794	1,050	1,322	0,223	
1^{30} nm.	23	19	0,750	1,012	1,349		0,207

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,173 = 100
Ende: 0,149 = 86,12

Änderung der Permeabilität . . . . — 14 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . . . 5 —, 1 0.

n) Beleuchtungsdauer 24 Std.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ Anfang	μ Ende
16. Nov. 8^{55} vm.		18,5	0,727	1,050	1,440	0,153	
17. Nov. 8^{45} "	21	19	0,727	1,050	1,440		0,153
16. Nov. 9^{35} "	21	19	0,683	0,975	1,420	0,165	
17. Nov. 9^{45} "	21	19	0,661	1,012	1,530		0,100
16. Nov. 10^{15} "	21	19	0,683	0,975	1,420	0,165	
17. Nov. 10^{30} "	21	19	0,705	1,087	1,510		0,112
17. Dez. 11^{12} "	24,5	20	0,705	0,975	1,382	0,187	
18. Dez. 8^{45} "	23	19,5	0,727	1,012	1,392		0,182
17. Dez. 11^{37} "	25	19,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
18. Dez. 10^{30} "	23	19	0,772	1,125	1,457		0,143
17. Dez. 12^{05} "	25	20	0,750	1,012	1,349	0,207	
18. Dez. 11^{20} "	23	19	0,727	1,050	1,444		0,151

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,175 = 100
Ende: 0,140 = 80

Änderung der Permeabilität . . . . — 20 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . . . 5 —, 1 0.

Stellen wir nun die Resultate dieses Versuches noch in einer besonderen Tabelle zusammen, um die Übersicht zu erleichtern, so finden wir:

Abhängigkeit der Reaktion von der Beleuchtungszeit.

Objekt: *Buxus semp. rotund.*
Lichtquelle: Elektr. Lampe 32 Kerzen.
Entfernung v. d. Lampe: 10 cm.
Versuchsort: Dunkelzimmer.
Temperatur (während d. Versuch.): 21—24 ° C.

Beleuchtungsdauer	Minuten							Stunden					
	7,5	11	13	15	20	22	30	1	1½	2	3	4	24
Reaktion in %	0	+ 0,5	+ 4,5	+ 7	+ 14	+ 17,5	+ 3,5	0	— 1,5	— 6,5	— 9,5	— 14	— 20

Damit ist die eingangs dieses Abschnittes ausgesprochene Vermutung bestätigt. Belichten wir mit einer hohen Intensität, die bei längerer Einwirkung negative Reaktion auslöst, nur kurze Zeit, so erhalten wir positive Reaktion. Das gilt nicht nur für die eine, hier geprüfte Intensität, sondern auch in 20 und 30 cm von der Lampe verhalten sich die Blätter gleich, und ich bin überzeugt, daß auch in noch höheren Intensitäten, als ich sie prüfen konnte, sofern sie überhaupt nur ertragen werden, zuerst positive und erst nachher negative Reaktion eintritt.

Ich halte mit für berechtigt, verallgemeinernd zu sagen: In allen Intensitäten, die Reaktion auslösen, tritt zuerst positive Reaktion ein, die in den höheren Intensitäten später einer negativen Platz macht.

Damit wissen wir nun aber nicht, ob auch in den schwächeren Intensitäten, die bei 24-stündiger Belichtung positiv reagieren, später auch noch negative Reaktion auftritt, oder ob die positive, immer mehr und mehr anwachsend, bestehen bleibt. Es wird deshalb von Interesse sein, hier einen Versuch anzuführen, in dem die Belichtungszeit auf eine ganze Anzahl Tage ausgedehnt wurde. In diesem Versuche wurden die Zweige vorher nicht verdunkelt, und jeden Tag 3—4 Messungen gemacht und daraus die Tagesmittel bestimmt.

Das Ergebnis ist in der folgenden Tabelle zusammengestellt, das Protokoll befindet sich im Anhang (Versuch 25):

Änderung der Permeabilität in Licht mittlerer Intensität bei längerer als 24stündiger Beleuchtung.

Objekt: *Buxus semp. rot.* Entfernung v. d. Lampe: 50 cm.

Dauer der Beleuchtung	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
Tagesmittel von μ	0,191 = 100	0,240 = 125,5	0,242 = 126,5	0,209 = 109,5	0,198 = 103,5	0,185 = 97

Aus diesem Versuch geht klar hervor, daß auch in schwächeren Lichtintensitäten auf die anfängliche Permeabilitätszunahme später eine Abnahme folgt, mit dem Unterschied, daß der Wechsel in den geringeren Intensitäten viel später eintritt als in den höheren. Es interessierte mich nun auch, das Schicksal der negativen Reaktion, die in hohen Intensitäten, schon vor 24 Stunden Belichtung beginnt, weiter zu verfolgen, denn man hat sich zu fragen, ob diese negative Reaktion bei längerer als 24stündiger Belichtung einen Stillstand erreicht, oder ob sie eventuell nochmals umwendet.

Wie aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich ist, ist das letztere der Fall. In einem Versuch nahm die Permeabilität vom 1.—3. Tage ab, von da bis zum 5. Tage wieder zu, ohne die frühere Höhe zu erreichen, und sank hierauf nochmals. Der andere Versuch zeigt das gleiche, auch hier bis zum 3. Tage Sinken und von da an wieder Ansteigen.

Änderung der Permeabilität in Licht höherer Intensität bei längerer als 24stündiger Belichtung.

Objekt: *Buxus semp. rotund.*

a)[1]) Entfernung v. d. Lampe: 10 cm.

Dauer der Beleuchtung	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
Tagesmittel von μ	0,261 = 100	0,219 = 83,9	0,179 = 68,5	0,238 = 91	0,249 = 95,5	0,198 = 76

b)[2]) Entfernung von der Lampe: 35 cm.

Dauer der Beleuchtung	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag
Tagesmittel von μ	0,219 = 100	0,201 = 92	0,187 = 85,5	0,198 = 90,5	0,202 = 92

Ein Versuch, in dem die Verdunkelung auf mehr als 24 Std. ausgedehnt wurde, verhielt sich im Prinzip gleich, die negative Re-

1) Protokoll im Anhang, Versuch 26.

2) Protokoll im Anhang, Versuch 27.

aktion, die dabei eintritt, wendet nämlich um und zwar auch zweimal wie im ersten der obigen Versuche. Der erste Wendepunkt liegt am 4., der zweite am 8. Verdunkelungstage.

Änderung der Permeabilität bei längerer als 24 stündiger Verdunkelung.
Objekt: *Buxus semp. rotund.*[1])

Dauer der Beleuchtung	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag	7. Tag	8. Tag	9. Tag	10. Tag
Tagesmittel von μ	0,219 = 100	0,176 = 80	0,125 = 57	0,143 = 65		0,150 = 68,5	0,159 = 72,5	0,175 = 80	0,163 = 74,5	0,152 = 69,5

Die Untersuchungen dieses Abschnittes haben ergeben:

1. In allen reizenden Intensitäten tritt erst positive Reaktion ein, die erst später, in den höheren Intensitäten nach kürzerer, in den geringeren nach längerer Einwirkung, einer negativen Reaktion Platz macht.

2. Ein Reiz löst nicht bloß eine Schwingung aus (Zunahme und wieder Abnahme der Permeabilität), sondern es treten jeweilen mehrere Schwingungen auf.

Eine Klärung der Beziehungen zwischen positiver und negativer Reaktion und des Auftretens mehrerer Schwingungen soll erst im theoretischen Abschnitt versucht werden. Hier sei bloß das tatsächlich im Experiment gefundene konstatiert.

3. Abhängigkeit der Permeabilität von der Lichtmenge.

Es handelt sich hier im wesentlichen um die Frage, ob das photochemische Grundgesetz, wonach gleichen Produkten aus Belichtungszeit × Lichtstärke gleiche photochemische Reaktion entspricht, für die Permeabilitätsänderung ebenfalls gültig ist. Die Entscheidung dieser Frage erscheint wichtig, nicht nur im Hinblick auf die Untersuchungen Fröschels und Blaauws, die die Gültigkeit dieses Gesetzes für den Heliotropismus nachwiesen, sondern sie ist auch mit von wesentlicher Bedeutung für unsere Auffassung der Permeabilitätsänderung. Das Licht könnte einmal direkt in der Plasmahaut als solches wirken, so daß durch photochemische Anderungen der Plasmahaut oder mindestens eines in ihr vorhandenen photochemischen Systems die Permeabilität entsprechend geändert würde und in dem Fall müßte das Gesetz

1) Protokoll im Anhang, Versuch 28.

gültig sein. Oder aber das Licht wirkt als Reiz und die lebendige Plasmahaut reagiert darauf mit Änderung der Permeabilität, womit natürlich die Gültigkeit des Gesetzes nicht ausgeschlossen ist. Gilt es aber nicht, so trifft die erste Möglichkeit sicher nicht zu.

Für die experimentelle Prüfung ergibt sich eine gewisse Schwierigkeit. Fröschel und Blaauw haben in ihren heliotropischen Untersuchungen den Pflanzen die bestimmte Lichtmenge zugeführt, hierauf verdunkelt und die Reaktion als Nachwirkung beobachtet. Bei unserem Objekt ist diese Methode nicht anwendbar, da Dunkelheit als solche ebenfalls und zwar negative Reaktion auslöst. Wir können deshalb nur so vorgehen, daß wir erst die Anfangspermeabilität bestimmen, hierauf eine bestimmte Lichtmenge zuführen und dann sofort die Endpermeabilität feststellen, gerade wie wir den Grad der Schwärzung, die nach Zufuhr einer bestimmten Lichtmenge auf dem Chlorsilberpapier entsteht, unmittelbar, nachdem die Zufuhr aufgehört hat, feststellen.

Ich mache deshalb noch besonders darauf aufmerksam, daß die im folgenden bestimmten Zeitminima, während denen die Blätter den betreffenden Intensitäten ausgesetzt werden mußten, um eben Reaktion zu bekommen, im physiologischen Sinne nicht Präsentations- sondern Reaktionszeiten vorstellen. Für die photochemische Deutung der Permeabilitätsänderung fällt das nicht ins Gewicht, denn wenn die Permeabilitätsänderung ein rein photochemischer Prozeß ist, so müßte die Lichtwirkung sofort nach dem Beleuchtungsbeginn anfangen und nach beendeter Zufuhr der Lichtmenge gerade die dieser entsprechende Permeabilitätsänderung bewirkt haben.

Die Resultate dieser Versuche sind in der umstehenden Tabelle zusammengefaßt (Protokolle im Anhang, Versuche 29—33, sowie Versuch 24 im vorigen Abschnitt S. 195 ff.).

Wenden wir uns nun zur Besprechung des Resultates. Die Reaktionszeiten wurden für sechs verschiedene Intensitäten bestimmt, von denen die schwächste 100mal kleiner war als die stärkste und annähernd 30—32 Meterkerzen betrug. Daß nicht mehr Reaktionszeiten bestimmt wurden, hat seinen Grund darin, daß diese Bestimmungen sehr viel Zeit beanspruchen. Allein schon für die in der Tabelle enthaltenen Bestimmungen mußten 744 plasmolytische Grenzkonzentrationen ermittelt werden.

Bestimmung der Reaktionszeit.

Objekt: *Buxus semp. rotund.* Vorbehandlung: ca. 24 Std. verdunkelt.
Versuchsort: Dunkelzimmer. Temperatur: 20—23° C.
Lichtquelle: Elektr. Lampe 32 Kerzen.

Entfern. v. d. Lampe in cm	Intensität, relativ	Belichtungsdauer: Minuten										Stunden							Reaktionszeit
		7,5	10	11	12	13	15	20	22	30	50	1	1½	2	3	3¼	4	24	
		Reaktion in Prozent:																	
10	1	0		0,5		4,5	7	14	17,5	3,5		0	—1,5	—6,5	—9,5		—14	—20	11 Min.
20	0,25		0,5		4					10			0						10 Min.
30	0,11				1		4					—1,5				—1,5			12 Min.
50	0,04						0	0	3	4					10				21 Min.
70	0,02								0	1		8							30 Min.
100	0,01										0,5	4							50 Min.

Wie ersichtlich, nimmt die Reaktionszeit mit neigender Lichtintensität ab und zwar in immer schwächerem Maße, so daß die Abnahme in den schwächeren Intensitäten viel rascher erfolgt als in den stärkeren. Wenn wir nun die Lichtmengen bestimmen, die in den verschiedenen Entfernungen von der Lampe zugeführt wurden, bis eben Reaktion eintrat, so zeigt sich, daß sie untereinander nicht gleich sind, wie aus der folgenden Tabelle zu entnehmen ist.

Entfernung von der Lampe	Relative Intensität	Reaktionszeit	Lichtmenge (= R.zeit × Intensität
10 cm	1	11 Min.	11,00
20 cm	0,25	10 Min.	2,50
30 cm	0,11	12 Min.	1,32
50 cm	0,04	21 Min.	0,84
70 cm	0,02	30 Min.	0,60
100 cm	0,01	50 Min.	0,50

Damit ist zugleich ausgedrückt, daß das Licht nicht einzig und allein durch eine photochemische Änderung in der Plasmahaut eine Änderung der Permeabilität bewirkt, sondern es müssen noch andere Faktoren eingreifen und es ist unsere Aufgabe, diese Faktoren zu bestimmen. Dies kann geschehen, wenn es uns gelingt, einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Intensität, Reaktionszeit und Lichtmenge aufzufinden. Und das ist in der Tat möglich.

Den Schlüssel zur Lösung gibt uns die in der obigen Tabelle enthaltene Tatsache, daß die Lichtmenge mit steigender Intensität auch steigt, aber ohne daß sie einander parallel gingen. Eine einfache Beziehung besteht hier also nicht, wohl aber gibt sich eine solche zu erkennen, wenn wir die Differenzen der Intensitäten mit den entsprechenden Differenzen der Lichtmengen vergleichen: sie sind einander proportional, so daß das Verhältnis Differenz der Lichtmengen : Differenz der Intensitäten eine konstante Größe ist. In der folgenden Tabelle ist die Berechnung ausgeführt.

Intensität	Lichtmenge	Differenz der Intensität $= d_i$	Differenz der Lichtmengen $= d_m$	$\frac{d_m}{d_i} = k$
1	11,00			
		0,75	8,50	11,33
0,25	2,50			
		0,14	1,18	8,43
0,11	1,32			
		0,07	0,48	6,85
0,04	0,84			
		0,02	0,24	12,00
0,02	0,60			
		0,01	0,10	10,00
0,01	0,50			

Daß die Werte der letzten Kolumne zum Teil ziemlich differieren, ist natürlich, doch ist die Schwankung ganz ohne Gesetz.

Aus der Formel $\frac{d_m}{d_i} = k$ können wir das Gewünschte entnehmen. Schreiben wir sie in anderer Form, so erhalten wir:

$$\frac{i'\,t' - it}{i' - i} = k,$$

worin i' und i zwei Intensitäten, t' und t die dazugehörigen Reaktionszeiten sind. Wir schreiben die Formel anders und finden:

$$i't' - it = i'k - ik,$$

woraus sich ergibt:

$$i'(t' - k) = i\,(t - k) \;.\;.\;.\;.\;.\;.\;.\;.\;.\;.\;.\; (1)$$

d. h. das Produkt aus Intensität mal Reaktionszeit minus einer Konstanten k ist eine konstante Größe, oder anders ausgedrückt: die Lichtwirkung ist proportional der Intensität und proportional der Reaktionszeit minus k.

Die Reaktionszeit verhält sich also so, wie wenn sie aus zwei Teilen bestehen würde, einem unwirksamen k, und einem wirksamen $t - k$, dem die Lichtwirkung proportional ginge.

Wir haben nun die Richtigkeit unserer Formel zu prüfen, indem wir mit ihrer Hilfe die Reaktionszeiten berechnen und zusehen,

ob sie mit den wirklich gefundenen übereinstimmen. Zu dem Zwecke stellen wir die Formel nochmals um, so daß wir erhalten:

$$t' = \frac{it + (i' - i)\,k}{i'} \qquad \ldots\ldots\ldots\ldots (2)$$

worin t' die gesuchte Reaktionszeit ist, it eine zugeführte Lichtmenge und i' die zu t' gehörige Intensität. Die Werte für k, i und it entnehmen wir aus der vorhergehenden Tabelle. k berechnet sich dort im Mittel zu 9,722. Wir runden auf und setzen $k = 10$. Für i können wir natürlich jede beliebige Intensität nehmen, für die wir die zugehörige Reaktionszeit t bestimmt haben. Wir wählen die kleinste geprüfte Intensität und setzen $i = 0{,}01$ und $it = 0{,}5$. Setzen wir diese Werte in die Formel (2), so erhalten wir:

$$t' = \frac{0{,}5 + (i' - 0{,}01)\,10}{i'}$$

In der folgenden Tabelle sind die nach dieser Formel berechneten Reaktionszeiten angeführt und zum Vergleich die wirklich gefundenen daneben gesetzt.

Intensität	Reaktionszeit		Differenz
	berechnet	gefunden	
1	10,4 Min.	11 Min.	— 0,6 Min.
0,25	11,6 Min.	10 Min.	+ 1,6 Min.
0,11	13,63 Min.	12 Min.	+ 1,63 Min.
0,04	21,25 Min.	21 Min.	+ 0,25 Min.
0,02	30,00 Min.	30 Min.	0
0,01	50,00 Min.	50 Min.	0

Man wird nicht verkennen können, daß die Übereinstimmung zwischen den wirklich gefundenen und den theoretischen Reaktionszeiten ganz gut ist, womit bewiesen ist, daß die Formel $i(t - k) = i'(t' - k)$ die tatsächlichen Verhältnisse richtig wiedergibt.

Konstruieren wir die Kurven der Reaktionszeiten (Fig. 2), so sind daraus die Beziehungen zwischen Reaktionszeit und Intensität so leicht ersichtlich, daß wir auf jede weitere Beschreibung verzichten können.

Wenden wir uns nun zur Größe k. Sie ist als Konstante unabhängig von der Intensität und von der Belichtungszeit, die beide variabel sind. Sie muß deshalb durch das Objekt selbst bedingt sein, ihre Ursache ist im lebenden Protoplasma zu suchen.

Aus dem Mitgeteilten schließen wir: die Permeabilitätsänderung ist nicht ein rein photochemischer Prozeß, sondern das lebendige Plasma greift dabei ebenfalls ein.

Die Richtigkeit dieses Schlusses läßt sich auch noch auf andere Weise prüfen, nämlich mit Hilfe der Narkose. Kommt das lebende Protoplasma mit in Frage, so darf in der Narkose keine oder bloß beschränkte Reaktion eintreten, und es müssen die Blätter, nachdem sie sich erholt haben, wieder normal reagieren. Wie aus den folgenden Versuchen hervorgeht, trifft das zu.

In diesen Versuchen wurden die Zweige in einer großen Cuvette mit Blechdeckel so aufgestellt, daß sie in 10 cm von der Lampe standen. In die Cuvette stellte ich neben den Zweig zu Beginn des Versuches einen Napf mit dem Narkotikum, den ich am Ende des Versuches wieder herausnahm. Die erste Hälfte des Blattes wurde zu Beginn, die zweite am Schluß des Versuches auf ihre Permeabilität untersucht. Vor dem Versuch waren die Zweige 24 Std. verdunkelt. Belichtet wurde 22 Min. lang, da nicht narkotisierte Blätter unter diesen Bedingungen optimal positiv reagieren.

Fig. 2. Kurve der Reaktionszeiten, konstruiert nach den Angaben der Tabelle S. 208. Die Reaktionsseiten sind als Ordinaten aufgetragen. Auf der Abszisse sind die Lichtintensitäten verzeichnet. Die Kurve entspricht der Formel $t' = \frac{it + (i' - i)k}{i'}$, worin $it = 0{,}5$, $i = 0{,}01$ und $k = 10$ gesetzt sind (vgl. S. 208). $\times$ = experimentell bestimmte Kurvenpunkte. Die Kurve zeigt, daß in den schwächeren Lichtintensitäten eine geringe Erhöhung der Intensität eine starke Verminderung der Reaktionszeit zur Folge hat, während in den höheren Intensitäten einer eben so großen Intensitätszunahme eine nur schwache Verkürzung der Reaktionszeit entspricht.

Stellen wir das Resultat dieser Versuche zusammen, so ergibt sich:

Reaktion narkotisierter und nicht narkotisierter Blätter[1]:

Entfernung von der Lampe: 10 cm. Objekt: *Buxus.*

Belichtungs- und Narkotisierungsdauer: 22 Min.

	Permeabil.-Änder.
narkotisiert mit Chloroform	0 %
narkotisiert mit Äther	0 „
nach 24-stündiger Erholung von der Äthernarkose	+ 17 „
normale Zweige, die nicht narkotisiert waren	+ 17,5 „
narkotisiert mit Amylalkohol	+ 9 „

1) Protokolle siehe im Anhang, Versuche 34 a u. b, 35 u. 36.

In diesem Abschnitt hat sich, wenn wir kurz zusammenfassen, als wichtigstes Ergebnis herausgestellt, daß eine Änderung der Permeabilität unter dem Einfluß des Lichtes nur möglich ist, wenn das lebende Protoplasma eingreift. Die Lichtpermeabilitätsänderung ist nicht ein einfacher photochemischer Prozeß, sondern viel komplizierter. Sie ist ein Reizprozeß.

4. Änderung der Stimmung.

Als ich weitere Versuche vornahm, um die Abhängigkeit der Permeabilitätsänderung von der Lichtintensität zu prüfen, machte ich die Beobachtung, daß die Reaktion, die bei einer bestimmten Intensität eintritt, nicht immer gleich, sondern je nach der Jahreszeit verschieden ausfällt. Es stellte sich bald heraus, daß diese

Buxus sempervirens rotundifolia.

Änderung der Reaktion bei gleicher Lichtstärke.

Entfernung von der Lichtquelle	10	20	30	35	40	50	60	90	∞
6./7. Januar 09									— 20 %
18./19. „ 09						+ 26			
1./2. Februar 09	— 16								
8./9. „ 09				— 8					
16./17. „ 09				— 5,5		+ 14			
18./19. „ 09						+ 26	+ 18		
22./23. „ 09							+ 16	0	
25./26. „ 09	— 13			— 5					
15./16. März 09	— 12,5			— 7					
17./18. „ 09						+ 4,5			
19./20. „ 09									— 21
23./24. „ 09						— 8			
25./26. „ 09				+ 7	— 10				
30./31. „ 09	+ 24			+ 10					
1./2. April 09						— 28,5		— 36	
26./27. „ 09	+ 11								
28./29. „ 09				— 10		— 20			
30./1. „ 09		— 4							
3./4. Mai 09									— 48
5./6. „ 09	— 15								
10./11. „ 09		— 36							
12./13. „ 09						— 17			
18./19. „ 09									— 30
6./7. Juli 09									— 48
22./23. „ 09				— 8		— 21			

Änderung der Permeabilität in %

Änderungen der Reaktion nicht willkürlich, sondern gesetzmäßig erfolgen, so daß die Kardinalpunkte der im zweiten Abschnitt ermittelten Kurve allmählich in höhere Lichtintensitäten verlegt wurden, wodurch sich die ganze Kurve immer mehr gegen die Lichtquelle hin verschob.

Die Versuchsanordnung war die gleiche wie im ersten Abschnitt und als Versuchsobjekt wurden ebenfalls abgeschnittene Zweige von *Buxus sempervirens rotundif.* verwendet. Bevor ich in eine weitere Diskussion des Resultates eintrete, soll erst (S. 210 unten) eine

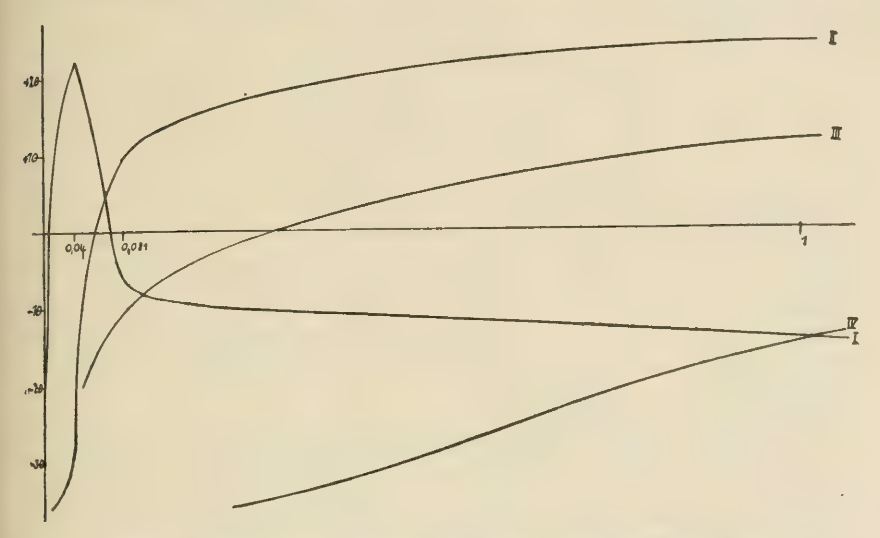


Fig. 3. Änderung der Stimmung vom Winter gegen den Sommer hin.
Die Änderungen des Permeabilitätskoeffizienten sind als Ordinaten aufgezeichnet. Auf der Abszisse sind die Lichtintensitäten verzeichnet (1 = ca. 3000 Meterkerzen). Die Angaben für die Konstruktion der Kurven sind der Tabelle S. 210 entnommen.

I. Kurve der Permeabilität im Februar,
II. „ „ „ Ende März — Anfang April,
III. „ „ „ Ende April,
IV. „ „ „ Anfang Mai.

Aus der Konstruktion ist ersichtlich, wie die Kardinalpunkte vom Winter gegen den Sommer zu in immer höhere Lichtintensitäten verschoben werden.

Übersicht der einzelnen Versuche mitgeteilt werden. Die Einzelheiten der Versuche sind im Anhang mitgeteilt (siehe diesen, Versuch 37—43). In der Tabelle sind zusammengefaßt die Versuche 10—17 und 37—43.

Es geht daraus hervor, daß bei gleich langer Wirkungsdauer ein und derselben Lichtintensität die Reaktion sowohl positiv wie negativ ausfallen kann und zwar so, daß im Laufe der Vegetations-

periode z. B. in 50 cm Entfernung vom Licht die anfängliche positive Reaktion in die negative überging, und in 10 cm Entfernung die anfängliche negative Reaktion einer positiven und diese später wieder einer negativen Platz machte. Ein Blatt reagiert bei 24-stündiger Belichtung auf eine bestimmte Lichtstärke nicht regellos, beliebig positiv oder negativ, sondern es besteht zwischen positiv und negativ Reagieren ein bestimmter Zusammenhang.

Um diese Gesetzmäßigkeit noch besser hervortreten zu lassen, als in der Tabelle, habe ich nach deren Angaben einige Kurven konstruiert (Fig. 3, S. 211).

1. Kurve der Permeabilität im Februar,
2. „ „ „ Ende März — Anfang April,
3. „ „ „ Ende April,
4. „ „ „ Anfang Mai.

Aus dieser Konstruktion ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Kardinalpunkte, z. B. die Intensitätsschwelle oder das Optimum der positiven Reaktion (beide bezogen auf 24-stündige Belichtung) vom Winter gegen den Sommer hin in immer höhere Lichtintensitäten verlegt werden, was wir auch so ausdrücken können, daß wir sagen, die Blattzellen werden gegen Licht weniger empfindlich, ihre Lichtempfindlichkeit stumpft sich ab.

Das Wesentliche dieser Erscheinung liegt darin, daß die Zellen auf die gleichen äußeren Bedingungen im Frühling anders reagieren als im Sommer. Daraus läßt sich schließen, daß in den Zellen selbst irgend etwas verändert worden ist, das zur Folge hat, daß die Reaktion auf dieselben Reizbedingungen anders ausfällt. Änderungen solcher Art pflegt man in der Physiologie als Stimmungsänderungen zu bezeichnen. Die Lichtempfindlichkeit der Zellen nimmt gegen den Sommer hin ab, weil die Stimmung anders, höher geworden ist.

Warum aber ändert sich die Stimmung? Das könnte aus zwei Gründen geschehen. Einmal ließe sich an eine gewisse innere Periodizität denken, anderseits aber ist nach dem, was wir über Stimmungsänderungen bei photischen Reizprozessen bis jetzt wissen (Oltmanns III, Pringsheim) von vornherein wahrscheinlich, daß das Licht selbst als stimmungsändernder Faktor in Frage kommt. Diese Annahme hat sich denn auch bestätigt, wie aus den folgenden Versuchen hervorgeht.

Versuch 44.

Buxus sempervirens rotundifolia.

8. Nov. 09 11^{00} vm.:

a) Zweig in 50 cm von der Lampe,

b) Zweig in 70 cm von der Lampe.

9. Nov. 09 9^{30} vm.:

Beide Zweige in 35 cm von der Lampe.

a)

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
9. Nov. 8^{40} vm.	19	19	0,705	0,975	1,38	0,189	
10. „ 8^{45} „	19	18	0,705	0,937	1,32		0,224
9. Nov. 10^{15} vm.	20	19	0,705	0,975	1,38	0,189	
10. „ 10^{00} „	19,5		0,727	0,975	1 34		0,212
9. Nov. 11^{35} vm.	20	19	0,705	0,937	1,32	0,224	
10. „ 11^{25} „	20	18,5	0,727	0,975	1,34		0,212

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,200 = 100

Ende: 0,216

Änderung der Permeabilität . . . . . + 8 % = 108

Reaktion der einzelnen Blätter . . . . 2 +, 1 —.

b)

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
9. Nov. 9^{40} vm.		19	0,727	1,012	1,39	0,183	
10. „ 9^{20} „	19,5	18	0,683	0,975	1,42		0.165
9. Nov. 10^{50} vm.	20	19	0,705	0,975	1,38	0,189	
10. „ 10^{40} „	19,5	18,5	0,705	1,012	1,43		0,159
9. Nov. 12^{00} vm.	20	19	0,750	1,050	1,40	0,177	
10. „ 12^{00} „	20	18,5	0,750	0,975	1,30		0,236

Mittelwert der Permeabilität (μ) Anfang: 0,183 = 100

Ende: 0,186

Änderung der Permeabilität . . . . . + 2 % = 101,63

Reaktion der einzelnen Blätter . . . . 2 —, 1 +.

In diesem Versuch reagierte der höher gestimmte Zweig *a* auf eine relativ starke Intensität stärker positiv, als der tiefer gestimmte Zweig *b*, für den die zur Reizung verwendete Intensität schon zu hoch ist. Wäre *b* noch tiefer gestimmt gewesen, so würde negative

Reaktion eingetreten sein. Wie der folgende Versuch beweist, gelang es bei geeigneter Kombination der Intensitäten beim höher gestimmten Zweig *a* positive, beim tiefer gestimmten *b* aber negative Reaktion zu erzielen.

Versuch 45.

Buxus sempervirens rotundifolia.

11. Nov. 09 9^{15} vm.:

a) Zweig in 50 cm von der Lampe.

b) Zweig in 90 cm von der Lampe.

12. Nov. 09 9^{30} vm.:

Beide Zweige in 40 cm von der Lampe.

a)

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
12. Nov. 8^{35} vm.	21	19	0,705	1,012	1,43	0,159	
13. „ 8^{35} „	19,5	18,5	0,750	1,012	1,34		0,212
12. Nov. 10^{00} vm.	21	19	0,750	1,012	1,34	0,212	
13. „ 10^{00} „	19,5	18,5	0,772	1,050	1,36		0,200
12. Nov. 11^{20} vm.	20,5	18,5	0,727	1,012	1,39	0,183	
13. „ 11^{20} „	19,5	19	0,727	0,975	1,34		0,212

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,184 = 100

Ende: 0,208

Änderung der Permeabilität . . . . . + 13 % = 113,04

Reaktion der einzelnen Blätter . . . . 2 +, 1 —.

b)

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
12. Nov. 9^{20} vm.	21	19	0,727	1,012	1,39	0,183	
13. „ 9^{15} „	19,5	18,5	0,683	1,012	1,48		0,130
12. Nov. 10^{40} vm.	20,5	19	0,683	0,937	1,37	0,194	
13. „ 10^{40} „	19,5	19	0,683	1,012	1,48		0,130
12. Nov. 12^{00} vm.	20	18,5	0,727	0,975	1,34	0,212	
11^{55} „	19,5	19	0,750	1,050	1,40		0,177

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,196 = 100

Ende: 0,145

Änderung der Permeabilität . . . . . — 26 % = 73,98

Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 3 —.

Beide Versuche führten übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß die Reaktion, die in einer bestimmten Intensität bei 24stündiger Reizung eintritt, abhängt von der vorgängigen Belichtung. Im besonderen läßt sich aus unseren Versuchen noch entnehmen, daß, wenn ein Zweig *a*, der in einer bestimmten Lichtintensität vorbelichtet war, in einer höheren Intensität J positiv reagiert, ein in niedrigerer Intensität vorbelichteter Zweig *b* schwächer positiv oder negativ reagiert, weil bei seiner niedrigeren Stimmung, also größeren Lichtempfindlichkeit, die zur Reizung verwendete Intensität J höher ist als die optimal positive Reaktion auslösende Intensität. Oder anders ausgedrückt: niedrig gestimmte Zellen reagieren bei gleicher Belichtungszeit in höheren Intensitäten schwächer positiv als höher gestimmte, oder sogar negativ. Ein analoges Resultat bekam Pringsheim (I), für den Heliotropismus. Niedrig gestimmte Keimlinge reagierten in hohen Intensitäten langsamer als hochgestimmte.

Die in der Tabelle S. 210 angeführten Stimmungsänderungen lassen sich alle damit begreifen, daß es auch hier das Licht war, das die Stimmung änderte, denn je nach der Intensität der Beleuchtung unter der die Zweige im Freien standen, war ja ihre Stimmung anders. So reagierten z. B. die aus niedrigen Intensitäten im Februar geholten Blätter, die also niedrig gestimmt waren, in der hohen Intensität (10 cm von der Lampe) negativ, Ende März, wo sie aus höheren Intensitäten kamen, also höher gestimmt waren, positiv, und im Mai, bei noch höherer Stimmung wieder negativ, denn in dem Fall war die Lichtintensität, womit gereizt wurde, zu gering, um nach der gegebenen Belichtungszeit noch positive Reaktion auszulösen. Ich erinnere an den ersten Abschnitt, worin gezeigt wurde, daß sowohl zu hohe wie zu geringe Intensität negative Reaktion auslösen.

In einer geringeren Intensität, 50 cm von der Lampe, wo anfänglich optimale positive Reaktion auftrat, muß später bei höherer Stimmung schwächere positive und noch später negative Reaktion eintreten. In gleicher Weise sind die übrigen Angaben der Tabelle zu erklären.

Der Einfluß der Vorbelichtung geht auch hervor aus zwei Versuchen, die mit Lindenblättern im September 08 angestellt wurden.

Versuch 46. *(Tilia cordata.)*

Datum	Witterung	Experim. Behandlung	μ	Plasm. Grenzkonz.	
				Mol NaCl	Mol Sacch.
28. Sept. 9^{10} vm.	trübe, 15°	1. Blatthälfte: direkt untersucht	0,12 = 100	0,625	0,937
		2. Blatthälte: 2 Std. im Dunkelz. in 30 cm v. Auerlampe. 19—20°	0,27 = 224	0,750	0,937
28. Sept. 2^{00} nm.	bewölkt, 20°	1. Blatthälfte: direkt untersucht	0,21 = 100	0,750	1,012
		2. Blatthälfte: 2 Std. im Dunkelz. in 30 cm v. Auerlampe. 20°	0,26 = 124	0,800	1,012

Zunahme der Permeabilität (30 cm v. d. Auerlampe, 2 Std.):
9^{10} vorm.. + 124 %
2^{00} nachm.: + 24 %

Versuch 47. *(Tilia cordata.)*

Datum	Witterung	Experim. Behandlung	μ	Plasm. Grenzkonz.	
				Mol NaCl	Mol Sacch.
29. Sept. 8^{30} vm.	Sonne, vorh. Nebel, 13°	1. Blatthälfte: direkt untersucht	0,12 = 100	0,600	0,900
		2. Blatthälfte: 2 Std. im Dunkelz. in 30 cm v. Auerlampe. 19—21°	0,22 = 183	0,675	0,900
29. Sept. 3^{00} nm.	Sonne, 24°	1. Blatthälfte: direkt untersucht	0,25 = 100	0,875	1,125
		2. Blatthälfte: 2 Std. im Dunkelz. in 30 cm v. Auerlampe. 20—21°	0,26 = 104	0,950	1,200

Zunahme der Permeabilität (30 cm v. d. Auerlampe, 2 Std.):
8^{30} vorm.: + 83 %
3^{00} nachm.: + 4 %.

Beide Versuche stimmen überein. Am Morgen, wo die Lichtintensität im Freien und damit die Stimmung geringer ist, ist die Änderung der Permeabilität viel größer, als nachmittags, wo die Stimmung viel höher ist, weil die Lichtintensität im Freien viel höher ist als morgens.

Aber auch die Größe der Reaktion die bei Verdunkelung (= Lichtintensität 0) eintritt, ist abhängig von der Stimmung. Sehen wir nämlich in der Tabelle S. 210 die Reaktionen durch, die

auf Verdunkelung erfolgen, so zeigt sich, daß sie im Mai und Juli über doppelt so groß waren, als im Januar oder März, also bei niedriger Stimmung geringere, bei höherer größere Permeabilitätsabnahme, Das gleiche geht aus dem folgenden Versuch hervor, in dem zwei gleichzeitig abgeschnittene, gegenständige Zweige, auf Erlenmeyer montiert, 24 Std. am Fenster standen, der eine mit Seidenpapier umhüllt, der andere frei. Die beiden Zweige wurden hierauf verdunkelt und die Permeabilitätsabnahme war im ersten Fall, also bei dem niedriger gestimmten geringer als beim zweiten, höher gestimmten.

Versuch 48. *(Buxus.)*

Zwei gegenständige Zweige abgeschnitten 12. Juli 09 vorm., auf Erlenmeyer montiert, am Fenster im Zimmer nebeneinander aufgestellt.

a) frei,

b) mit Seidenpapier umhüllt.

13. Juli: die zwei Zweige wurden unter den gleichen schwarzen Zylinder gestellt.

a) Beginn der Verdunkelung 13. Juli, 8^{20} vorm:

Datum	Temp. im Zimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
13. Juli 8^{20} vm.	15,5	16,3	1	0,794	0,975	1,22	0,283	0,286
9^{55} "	15	16,3	2	0,750	0,937	1,24	0,271	= 100
2^{00} nm.	17	17	3	0,727	0,862	1,18	0,306	
14. Juli 8^{15} vm.	14	16,6	1	0,727	1,012	1.39	0,183	0,208
10^{00} "	15,3	17	2	0,705	0,937	1,31	0,230	= 72,72
2^{00} nm.	18	17,5	3	0,639	0,862	1,34	0,212	

b) Beginn der Verdunkelung 13. Juli 9^{00} vorm.:

Datum	Temp. im Zimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
13. Juli 9^{00} vm.	15	16,3	1	0,794	1,012	1,27	0,253	0,249
10^{40} "	15,6	16,5	2	0,727	0,937	1,28	0,247	= 100
2^{40} nm.	16,5	17	3	0,727	0,937	1,28	0,247	
14. Juli 9^{05} vm.	15	17	1	0,705	0,975	1,38	0,189	0,204
10^{45} "	16	17,3	2	0,661	0,862	1,32	0,224	= 81,92
2^{45} nm.	17,6	18	3	0,661	0,900	1,36	0,200	

Permeabilitätsänderung nach Verdunkelung:

a) normaler Zweig . . . . — 27 %

b) vorher mit Seidenpapier umhüllter Zweig — 18 %

Wie schon gesagt, sind die beobachteten Stimmungsänderungen erklärlich, auch wenn bloß das Licht stimmungsändernder Faktor ist. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß daneben noch eine periodische Stimmungsänderung aus inneren Gründen mit im Spiel sein könnte. Nähere Untersuchungen hierüber habe ich nicht angestellt, denn es kam mir hier bloß darauf an, daß das Licht bei der Permeabilitätsänderung gleich wie bei einem anderen Lichtreizprozeß, dem Heliotropismus, in doppelter Weise wirksam ist, reizend und stimmungsändernd.

Fassen wir die Untersuchungen dieses Abschnittes zusammen, so ergibt sich:

1. Die Reaktion, die in einer bestimmten Intensität eintritt, hängt ab von der Stärke der vorgängigen Belichtung.

2. Ist die vorgängige Lichtintensität geringer, so ist die Stimmung tiefer, die Lichtempfindlichkeit damit höher und die Dunkelempfindlichkeit geringer.

3. Ist hingegen die vorgängige Lichtintensität höher, so ist die Stimmung höher, die Lichtempfindlichkeit damit geringer und die Dunkelempfindlichkeit höher.

4. Licht- und Dunkelempfindlichkeit verhalten sich also bei Änderung der Stimmung gerade entgegengesetzt:

	Lichtempfindlichkeit	Dunkelempfindlichkeit
Stimmung erniedrigt . .	erhöht	herabgesetzt
Stimmung erhöht . . .	herabgesetzt	erhöht

III. Theoretisches.

Während ich bis jetzt nur das tatsächlich Beobachtete und die Schlüsse, die sich unmittelbar daraus ziehen lassen, vorgeführt habe, soll nun hier versucht werden, auf theoretischem Wege etwas tiefer in das Wesen der Permeabilitätsänderung einzudringen, wobei besonders auch andere Reizprozesse zum Vergleich heranzuziehen sind.

1. Das Reaktionszeitgesetz.

Als Ausdruck der Beziehungen zwischen Lichtintensität und Reaktionszeit haben wir die Formel gefunden (S. 207):

$$i\,(t - k) = i'\,(t' - k),$$

worin i und i' zwei Intensitäten, t und t' die dazu gehörigen Reaktionszeiten sind, während k eine Konstante vorstellt.

Wir haben nun den Versuch zu machen, diese Formel physiologisch zu begreifen. Wie schon erwähnt, können wir uns vorstellen, daß die Reaktionszeit t aus zwei Teilen zusammengesetzt ist, einem wirksamen $t - k$ und einem unwirksamen k. Die Folge davon wäre, daß wir nach der Zeit t ebenfalls gerade den Eintritt der Reaktion beobachten würden, auch wenn wir nicht während der ganzen Zeit t, sondern bloß während der Zeit $t - k$ belichtet hätten. Da die Zeit $t - k$ der Intensität i umgekehrt proportional, das Produkt $i(t - k)$ eine konstante Größe ist, so würde sich weiter ergeben, daß wir, um eben Reaktion zu bekommen, eine bestimmte Lichtmenge zuführen müßten und weiterhin, daß nach beendeter Zufuhr dieser Lichtmenge die Reaktion nicht sofort, sondern erst nach der Zeit k eintreten würde. Damit wäre auch erklärt, daß die Zeit k konstant sein muß, da es ja bei der Reizung nicht auf die Intensität, sondern allein auf die Zufuhr einer bestimmten Energiemenge ankäme.

Nach dieser Auffassung wäre das Reaktionszeitgesetz nur eine erweiterte Form des Präsentationszeitgesetzes $it = i't'$, dessen Gültigkeit für Geo- und Heliotropismus erwiesen ist. Der direkte Weg, die Richtigkeit unserer Anschauung zu prüfen, wäre natürlich der, daß wir ein Blatt während der Zeit $t - k$ belichteten und hierauf ins Dunkle stellten. Dann müßte nach der Zeit t, vom Beginn der Reizung an gerechnet, eben Reaktion eingetreten sein. Praktisch läßt sich das nicht ausführen, denn wie wir gesehen haben (S. 190, 210) ist die Dunkelheit nicht indifferent, sondern verursacht eine Herabsetzung der Permeabilität. Man könnte nun einwenden, daß es sich bei den erwähnten Versuchen um 24-stündige Verdunkelung handelte, und daß vielleicht kürzere Verdunkelung noch keine Wirkung ausübte. Um diesen Einwand zu prüfen, habe ich einen besonderen Versuch angestellt, aus dem hervorgeht, daß auch kurze Verdunkelung die Permeabilität herabsetzt. Ich ging dabei folgendermaßen vor: Die Konstante k beträgt nach unserer Ableitung ungefähr 10 Min. (S. 208). Bei einer Belichtungszeit von 22 Min. hatte ich in 10 cm von der Lampe optimale positive Reaktion erhalten (+ 17,5 %, S. 202). Ich belichtete deshalb die Zweige, die vorher 24 Stunden verdunkelt waren, in 10 cm von der Lampe während 12 Min. und setzte sie hierauf 10 Min. ins Dunkle. Zu Beginn und zu Ende des Versuches wurde in den entsprechenden Blatthälften die Permeabilität bestimmt.

Versuch 49.

Datum	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
	Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
9. März 1^{36} vm.	0,794	1,012	1,274	0,251	
1^{58} "	0,727	0,937	1,288		0,243
9. März $2^{28.5}$ nm.	0,727	0,937	1,288	0,243	
$2^{50,5}$ "	0,727	1,012	1,392		0,182
9. März $3^{24,5}$ nm.	0,772	1,012	1,310	0,230	
$3^{46,5}$ "	0,727	1,012	1,392		0,182

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,241 = 100
Ende: 0,202 = 83,81

Änderung der Permeabilität . . . . . — 16 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 3 —.

Der Versuch ergibt mit aller Deutlichkeit, daß auch schon eine Verdunkelung während 10 Min. (= k) nicht indifferent ist, sondern die Permeabilität beträchtlich herabsetzt.

Auf diese Weise kommen wir nicht zum Ziel, und wir müssen deshalb versuchen, den indirekten Weg zu gehen auf Grund folgender Überlegung.

Beim Helio- und Geotropismus gilt das Präsentationszeitgesetz. Beim Geotropismus ist ferner bekannt (Bach), daß die Reaktionszeit gleich groß ist, ob die Zentrifugalkraft nur während der Dauer der Präsentationszeit oder während der ganzen Dauer der Reaktionszeit einwirkt, was darauf schließen läßt, daß beim Geotropismus sich die Reaktionszeit aus einem wirksamen Teil, Präsentationszeit ($t - k$), und einem unwirksamen (k) zusammensetzt. Zur Gewißheit wird das, wenn wir hier die Gültigkeit des Reaktionszeitgesetzes ebenfalls nachweisen können. Dann aber ist es sicher, daß das Reaktionszeitgesetz wirklich nur der erweiterte Ausdruck des Präsentationszeitgesetzes ist, und es muß in den Fällen, wo wir nur das Reaktionszeitgesetz konstatieren können, wie bei der Permeabilitätsänderung, das Präsentationszeitgesetz ebenfalls gültig sein.

Es ist also nun unsere Aufgabe, zu suchen, ob sich aus den in der Literatur vorhandenen Angaben die Richtigkeit des Reaktionszeitgesetzes für Helio- und Geotropismus ableiten läßt.

Wenden wir uns zuerst zum Heliotropismus. Hier ist bekannt, daß die Reaktionszeit abnimmt mit zunehmender Intensität, aber nur bis zu einer bestimmten optimalen Intensität. Wird diese überschritten, so nimmt die Reaktionszeit wieder zu. Damit läßt

sich also nichts anfangen, denn bei der Permeabilitätsänderung nimmt die Reaktionszeit gegen die höheren Intensitäten zu immer mehr und mehr ab, erst schneller, dann immer langsamer, um schließlich annähernd konstant zu werden.

Es hat nun Pringsheim (I) eine zweite heliotropische Reaktionszeit festgestellt für die am Orte auf dem Klinostaten vorbelichteten Objekte. Durch die Vorbelichtung schaltete er die störende Stimmungsänderung aus, die eintritt, wenn die Objekte einfach aus dem Dunkeln in die betreffenden Intensitäten gestellt werden, in denen sie zur Bestimmung der Reaktionszeit längere Zeit verweilen müssen.

Ein Blick auf die Pringsheimsche Tabelle (I, S. 282) lehrt, daß sich die Reaktionszeit der so adaptierten Pflanzen ähnlich verhält, wie die Reaktionszeit für die Permeabilitätsänderung: von den niederen gegen die hohen Intensitäten Abnahme, erst schneller und dann immer langsamer. Wie die im folgenden mitgeteilte genauere Berechnung zeigt, geht die Übereinstimmung so weit, daß unser Reaktionszeitgesetz auch für die heliotropische Reaktionszeit der am Orte vorbelichteten Keimlinge gilt.

Als Basis der Berechnung dienten die Pringsheimschen Messungen, die in seiner Tabelle (I, S. 282) zusammengestellt sind. Ich setzte dabei die Intensität in 100 cm von der Lampe = 1, woraus sich die Intensitäten in den übrigen Entfernungen berechneten.

Am Orte vorbelichtete Keimlinge.

Avena. Reaktionszeit bestimmt durch Pringsheim.
Lichtquelle: Nernstlampe, 30 Kerzen.
Vorbehandlung: Keiml. aus d. Dunkeln, 2 Std. in der betreff. Intensität rotiert.

Entfern. v. d. Lampe	Relat. Intensität	Reaktionszeit	Lichtmenge	Differenz der Mengen = d_m	Diff. d. Intensitäten = d_i	$\frac{d_m}{d_i} = k$
30 cm	11,08	28 Min.	310,24	227,74	8,33	27,33
60 „	2,75	30 „	82,50	43,14	1,52	28,37
90 „	1,23	32 „	39,36	17,28	0,54	32,00
120 „	0,69	32 „	22,08	8,00	0,25	32,00
150 „	0,44	32 „	14,68	5,08	0,19	26,73
200 „	0,25	36 „	9,00	5,04	0,14	36,00
300 „	0,11	36 „	3,96	1,50	0,05	30,00
400 „	0,06	41 „	2,46	0,66	0,02	33,00
500 „	0,04	45 „	1,80	0,45	0,013	34,61
600 „	0,027	50 „	1,35	0,15	0,007	21,42
700 „	0,020	60 „	1,20	0,15	0,005	30,00
800 „	0,015	70 „	1,05			

Es gehen also auch hier die Differenzen der Lichtmengen, die zugeführt wurden bis eben Reaktion eintrat, proportional den Differenzen der entsprechenden Intensitäten (vergl. S. 207).

Die Konstante k berechnet sich aus der Tabelle im Mittel zu 30,13, abgerundet = 30.

Es ist also klar, daß hier auch unsere Reaktionszeitformel $i(t - k) = i'(t' - k)$ gilt, und es stimmen, wie aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich ist, die mit der Formel berechneten Reaktionszeiten sehr gut mit den experimentell festgestellten. Um die Berechnung auszuführen bringen wir die Formel wieder in die Form: $t' = \frac{it + (i' - i)k}{i'}$ (vgl. S. 208) und setzen $i = 0{,}015$ (die niedrigste verwendete Intensität), $it = 1{,}05$ und $k = 30$.

Reaktionszeit:

Berechnet nach der Formel $t' = \frac{1{,}05 + (i' - 0{,}015)\,30}{i'}$	Gefunden
30,1 Min.	28 Min.
30,2 „	30 „
30,4 „	32 „
30,8 „	32 „
31,3 „	32 „
32,4 „	36 „
35,4 „	36 „
40,0 „	41 „
45,0 „	45 „
52,2 „	50 „
60,0 „	60 „
70,0 „	70 „

Damit ist der exakte Beweis geleistet, daß unser Reaktionszeitgesetz für den Heliotropismus ebenfalls gültig ist, allerdings nur dann, wenn während der Belichtungszeit keine Stimmungsänderung mehr eintreten kann.

Für den Geotropismus liegen vor die Reaktionszeitbestimmungen von Bach, die gesondert in mehreren Tabellen zusammengestellt sind. Zum Zwecke der Berechnung habe ich diese Tabellen nicht in eine zusammengezogen, da sie verschiedenen Versuchsreihen angehören, die wohl mit verschiedenwertigem Material ausgeführt wurden (*Vicia Faba*). Aus der folgenden Zusammenstellung sind die nötigen Berechnungen ersichtlich.

Tabelle 33 Bachs.

g	Reaktionszeit Min.	Energiemenge g Min.	Differenz d. Mengen $= dm$	Diff. d. Intensitäten $= di$	$\frac{dm}{di} = k$
0,014	277	3,87			
			7,66	0,042	182,3
0,056	206	11,53			
			6,29	0,043	146,2
0,099	180	17,82			
			7,18	0,101	71,0
0,20	125	25,00			
			10,65	0,110	96,8
0,31	115	35,65			
			54,75	0,490	111,7
0,80	113	90,40			

Der Mittelwert der Konstanten k ist 121,6, abgerundet 120. Berechnen wir die Reaktionszeiten wieder nach der Formel und setzen

$$i = 0{,}014 \text{ g}$$
$$it = 3{,}87 \text{ g sec}$$
$$k = 120.$$

Reaktionszeit:

Berechnet nach der Formel $t' = \frac{3{,}87 + (i' - 0{,}014)\,120}{i'}$	Gefunden
277 Min.	277
159 „	206
142 „	180
130 „	125
127 „	115
122 „	113

Daß die Werte nicht besser übereinstimmen, erklärt sich aus der nicht großen Zahl der Versuchspflanzen. Bach selbst äußert sich über diesen Punkt (S. 84): „. . . so ist zunächst zu bemerken, daß es hier viel schwerer hält, die Reaktionszeiten für die einzelnen kleinen Zentrifugalkräfte sicher zu bestimmen. Denn der Einwirkung so kleiner Kräfte gegenüber kommen die individuellen Verschiedenheiten und alle möglichen anderen störenden Faktoren auch schon wegen der viel längeren Dauer der Versuche viel mehr zur Geltung, als bei größeren Zentrifugalkräften.“ Man wird also erwarten dürfen, daß die Übereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Reaktionszeiten besser ist, wenn die Zahl der Versuchspflanzen höher ist. Das ist nun der Fall, wie die Tabelle 34 Bachs beweist, wo die Zahl der Pflanzen wesentlich höher war als in der Tabelle 33.

Tabelle 34 Bachs.

g	Reaktionszeit Min.	Energiemenge g Min.	Differenz d. Mengen $= d_m$	Diff. d. Intensitäten $= d_i$	$\frac{d_m}{d_i} = k$
0,13—0,15 = 0,14	128	17,92	22,08	0,26	84,9
0,4	100	40,00	170,00	0,20	85,0
0,6	95	57,00	6,70	0,10	67,0
0,7	91	63,70	23,30	0,30	77,7
1	87	87,00			

k im Mittel = 78,6, abgerundet = 80. Für die Berechnung der Reaktionszeiten setzen wir:

$$i = 0{,}14$$
$$it = 17{,}92$$
$$k = 80.$$

Reaktionszeit:

Berechnet nach der Formel $t' = \frac{17{,}92 + (i' - 0{,}14)\,80}{i'}$	Gefunden
128 Min.	128
96,8 "	100
91,2 "	95
89,6 "	91
86,7 "	87

Die Übereinstimmung zwischen Theorie und Experiment ist hier so gut, daß man wohl nicht mehr verlangen kann. Ebenso verhält es sich mit der Tabelle 32 Bachs, in der die Wirkungen der Zentrifugalkräfte über 1 g zusammengestellt sind.

Tabelle 32 Bachs.

g	Reaktionszeit i. Min.	Energiemenge g sec.	Differenz d. Mengen $= d_m$	Diff. d. Intensitäten $= d_i$	$\frac{d_m}{d_i} = k$
6,5—10 = 8,25	72,5	598,12	373,88	6,75	57,2
10—20 = 15	64,8	972,00	565,50	10,00	56,5
20—30 = 25	61,5	1537,50	849,50	10,00	84,9
30—40 = 35	68,2	2387,00	781,00	10,00	78,1
40—50 = 45	70,4	3168,00	297,00	10,00	29,7
50—60 = 55	63,0	3465,00	1735,00	10,00	173,5
60—70 = 65	80,0	5200,00			
70—80 = 75	62,5	(4687,50)	1260,00	20,00	63,0
80—90 = 85	76,0	6460,00	753,00	20,00	37,6
100—110 = 105	68,7	7213,50			

Mittelwert für $k = 72{,}5$, abgerundet = 70.

Für die Berechnung der Reaktionszeiten setzen wir:

$$i = 8{,}25$$
$$it = 598{,}12$$
$$k = 70{,}00$$

und erhalten:

Reaktionszeit:

Berechnet nach der Formel $t' = \frac{598{,}12 + (i'-8{,}25)\,70}{i'}$	Gefunden	Berechnet nach der Formel $t' = \frac{598{,}12 + (i'-8{,}25)\,70}{i'}$	Gefunden
72,5	72,5	70,3	63
71,3	64,8	70,3	80
70,8	64,5	70,2	62,5
70,6	68,2	70,2	76
70,4	70,4	70,1	68,7

Die theoretischen Reaktionszeiten nehmen gegen die höheren Intensitäten zu in so geringem Grade ab, daß diese Differenzen im Experiment nicht herauskommen können. Praktisch mußte die Reaktionszeit hier, wie es der Fall ist, in allen Intensitäten annähernd gleich groß gefunden werden.

In jüngster Zeit hat auch Pekelharing (S. 55) eine Anzahl geotropischer Reaktionszeiten in verschiedenen Zentrifugalkraftintensitäten bestimmt und dabei Bachs Angaben bestätigt. Ich habe diese neuen Messungen[1]) ebenfalls der Berechnung unterzogen und dabei das folgende gefunden:

Avena sativa. Tabelle XVII Pekelharings.

mg	Reaktionszeit Min.	Energiemenge mg Min.	Differenz d. Mengen dm	Differenz d. Intensität di	$\frac{dm}{di} = k$
0,03	± 150	4,5			
			1,50	0,01	(150)
0,04	± 150	6,0			
			0,90	0,02	45
0,06	± 115	6,9			
0,08	± 70	(5,6)	0,10	0,04	(25)
0,10	± 70	7,0			
			7,00	0,18	38,8
0,28	± 50	14,0			
			6,25	0,17	36,7
0,45	± 45	20,25			
			5,85	0,13	45
0,58	± 45	26,10			
			15,75	0,35	45
0,93	± 45	41,85			
			219,15	4,87	45
5,80	± 45	261,00			
			144,00	3,20	45
9,00	± 45	405,00			
			90,00	2,00	45
11,00	± 45	495,00			
			171,00	3,80	45
14,80	± 45	666,00			
			990,00	22,00	45
36,80	± 45	1656,00			
			891,00	19,80	45
56,60	± 45	2547,00			

1) Pekelharing, S. 55, Tabelle XXVII.

Mittelwert für k (unter Weglassung der eingeklammerten, aus dem Rahmen der übrigen völlig herausfallenden Werte) = 43,6, abgerundet = 45. Für die Berechnung der Reaktionszeiten setzen wir:

$$i = 0{,}03$$
$$it = 4{,}5$$
$$k = 45$$

und erhalten

Reaktionszeit:

Berechnet nach der Formel $t' = \frac{4{,}5 + (i' - 0{,}03)\,45}{i'}$	Gefunden	Berechnet nach der Formel $t' = \frac{4{,}5 + (i' - 0{,}03)\,45}{i'}$	Gefunden
150 Min.	150	48,4 Min.	45
123,7 „	150	46,9 „	45
97,5 „	115	45,3 „	45
84,3 „	70	45,2 „	45
76,3 „	70	45,2 „	45
56,2 „	50	45,0 „	45
52,0 „	45	45,0 „	45
50,4 „	45		

Im großen und ganzen herrscht auch hier Übereinstimmung zwischen dem Verlauf der theoretischen und der empirischen Kurve. Wesentliche Abweichungen finden sich nur bei den Zentrifugalkräften 0,04—0,08 mg. Darauf dürfen wir aber keinen Wert legen, denn die Reaktionszeit wurde in 0,04 mg gleich hoch gefunden wie in 0,03 und in 0,08 wie in 0,10, was nach dem Verhalten der übrigen Zahlen nicht richtig sein kann. Es ist auch zu bemerken, daß Pekelharing wohl nicht die Absicht hatte, die Reaktionszeiten sehr genau zu bestimmen, worauf das Zeichen $\pm$, das sie ihren Zahlen voraussetzt, hinzudeuten scheint. Vielleicht war auch die Zahl der Versuchspflanzen zu klein. Angaben darüber finden sich nicht. Doch kann das alles die wirklich vorhandene Übereinstimmung nicht verwischen.

Auf Grund unserer Ableitungen müssen wir schließen, daß das Reaktionszeitgesetz nicht nur beim Helio- sondern auch beim Geotropismus gültig ist.

So ist denn unsere Auffassung bestätigt, daß das Reaktionszeitgesetz weiter nichts ist als eine erweiterte Form des Präsentationszeitgesetzes und wir dürfen daraus schließen, daß auch bei der Permeabilitätsänderung das Präsentationszeitgesetz gültig ist, daß also auch hier, um eben Reaktion zu bekommen, eine bestimmte Lichtmenge zugeführt werden muß.

Permeabilitätsänderung durch das Licht, Helio- und Geotropismus verhalten sich also im Prinzip gleich. In allen drei Fällen muß eine bestimmte Energiemenge zugeführt werden, damit eben Reaktion eintritt und in allen drei Fällen setzt die Reaktion nicht sofort nach Zufuhr dieser Energiemenge ein, sondern erst nach einer bestimmten konstanten Zeit. Diese Zeit, die vergeht, bis, ganz allgemein ausgedrückt, die Induktion zur Reaktion geworden ist, können wir als Überführungs- oder Transmissionszeit bezeichnen. Es setzt sich demgemäß die Reaktionszeit zusammen aus dem für die Induktion wirksamen Teil, der Präsentationszeit, die der Intensität umgekehrt proportional geht und dem für die Induktion unwirksamen Teil, der Transmissionszeit, die konstant ist.

Das prinzipiell gleiche Verhalten der drei Reizprozesse läßt uns natürlich die Frage nach der Ursache dieser Übereinstimmung stellen.

Verschiedene Möglichkeiten ließen sich denken, doch ist es müßig, sich in Spekulationen zu verlieren, und ich will deshalb nur auf einen Punkt aufmerksam machen.

Es könnte nämlich sein, daß bei den geo- und heliotropischen Krümmungen eine Permeabilitätsänderung im Spiele wäre, die eine Turgoränderung verursachte, denn einerseits hat de Vries (II) gezeigt, daß schwache Krümmungen in plasmolysierenden Lösungen wieder zurückgehen und anderseits konnte Lepeschkin (IV) bei den photonastischen Bewegungen der Gelenke nachweisen, daß bei der Turgoränderung Permeabilitätsänderungen ursächlich mit in Frage kommen, und bei der Umkehrung von *Phaseolus*-Pflanzen fand er in der morphologisch oberen, nun unteren Seite des Gelenkes Permeabilitätsab- und Turgorzunahme, in der morphologisch unteren, nun oberen Seite aber Zunahme der Permeabilität und damit Turgorabnahme (Lepeschkin, IV).

Zum Schluß noch eine Bemerkung. Fröschel bezeichnet das Präsentationszeitgesetz als Hyperbelgesetz. Demgegenüber möchte ich darauf hinweisen, daß der geometrische Ausdruck des Reaktionszeitgesetzes ebenfalls eine Hyperbel ist, allerdings eine solche, deren x-Achse auf der y-Achse um die Strecke $-k$ nach x' verschoben ist. Es wird also besser sein, den Ausdruck Hyperbelgesetz im Fröschelschen Sinne fallen zu lassen und dafür Präsentationszeitgesetz zu setzen.

Und nun noch ein Wort über die Formel der Reaktionszeit. Maillefer (S. 290 ff.) hat sich bestrebt, eine mathematische Beziehung zwischen Reaktionszeit und Intensität der reizenden Kraft zu finden

und teilt als angenähertes Gesetz mit, daß das Produkt aus Reaktionszeit mal 5. Wurzel aus der Zentrifugalkraft eine konstante Größe ist, daß also die Reaktionszeit umgekehrt proportional ist der 5. Wurzel aus der Zentrifugalkraft. Daß durch diese Formel unsere physiologische Einsicht in den Reizprozeß vertieft wird, glaube ich nicht. Für meine, oben abgeleitete Formel gilt dieser Vorwurf kaum, denn da es bei der Reizung auf die Zufuhr einer bestimmten Energiemenge ankommt, so ist es nur ein logisches Postulat, daß die Zeit, die nach Zufuhr dieser Energiemenge, also nach Auslösung des Erregungsminimums, bis zum Reaktionseintritt vergeht, von der Intensität unabhängig, konstant sein muß. Gerade das aber wird durch meine Formel zum Ausdruck gebracht, durch die von Maillefer hingegen nicht.

2. Reaktion und Gegenreaktion.

Unsere Versuche ergaben, daß in allen Intensitäten zuerst positive und später negative Reaktion eintrat.

Zur Erklärung dieser Erscheinung können wir annehmen, daß zwei Erregungen vorhanden sind, eine positive und eine negative, wobei die negative die positive schließlich ganz überwindet.

Das Vorhandensein dieser Erregungen können wir nicht direkt nachweisen, sondern nur indirekt erschließen, aus der Art der eingetretenen Reaktion. Ein Blick auf die Tabelle S. 202 lehrt nun aber, daß die positive Reaktion bis zu einem Optimum ansteigt, hierauf fällt und schließlich negativ wird. Es muß also die negative Erregung schon wirksam sein, bevor negative Reaktion eintritt und zwar mindestens vom positiven Optimum weg. Wir dürfen deshalb aus dem Verlauf des negativen Teiles der Reaktionskurve nicht direkt auf den Verlauf der negativen Erregung zurückschließen, denn dieser Teil, ebenso wie der absteigende Ast des positiven Kurventeils, ist nicht ein einheitliches Kurvenstück, sondern eine Resultante, die verursacht wird durch das Zusammenwirken positiver und negativer Erregung.

Einen Schluß auf den Gang der Erregungen könnten wir nur ziehen, wenn wir entweder nur positive oder nur negative Reaktion bekämen und wir müssen deshalb versuchen, die Kurven der beiden Reaktionen, jede für sich zu rekonstruieren.

Wenden wir uns zuerst zur positiven Reaktion. Wir fassen das Kurvenstück vom Reaktionsbeginn bis zum positiven Optimum auf als nur durch positive Erregung verursacht. Mit Hilfe dieses

Kurvenstückes versuchen wir die positive Reaktion zu rekonstruieren, die in den supraoptimalen Belichtungszeiten auftreten würde, wenn keine negative Erregung entgegenarbeitete. Wir suchen deshalb nach einem gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Reaktionsgröße und Dauer der Belichtung und finden ihn darin, daß zwar nicht die Reaktion der Belichtungszeit proportional ist, daß aber Proportionalität besteht zwischen den Differenzen der Reaktionen und den Differenzen der entsprechenden Belichtungszeiten, wie aus der folgenden Berechnung ersichtlich ist.

Anstieg der positiven Reaktion (10 cm v. d. Lampe), vgl. S. 202.

Belichtungszeit	Reaktion	Differenzen		$\frac{\text{Diff. d. Reakt.}}{\text{Diff. d. Bel.zeit}} = f$
		d. Belicht.zeit	d. Reaktion	
7,5 Min.	0 %			
11 „	0,5 „			
13 „	4,5 „	2	4	2
15 „	7 „	2	2,5	1,25
20 „	14 „	5	7	1,40
22 „	17,5 „	2	3,5	1,75

f berechnet sich im Mittel zu 1,60. Setzen wir für die Reaktion $= r$, für die Belichtungszeit $= t$, für die Differenzen der Reaktionen also $r' - r$ und für die Differenzen der Belichtungszeiten $t' - t$, so erhalten wir nach dem obigen:

$$r' - r = (t' - t)\,f,$$

und daraus

$$r' = r + (t' - t)\,f.$$

Damit haben wir eine Formel gefunden, mit deren Hilfe wir die positive Reaktion für jede Belichtungszeit berechnen können. Prüfen wir nun noch die Übereinstimmung der wirklich gefundenen und der mit der Formel berechneten Reaktionen. Wir setzen dabei

$$r = 0{,}5$$
$$t = 11$$
$$f = 1{,}6$$

und finden:

Positive Reaktion:

Berechnet nach der Formel $r' = 0{,}5 + (t' - 11)\,1{,}6$	Gefunden
0,5 %	0,5 %
3,7 „	4,5 „
6,9 „	7,0 „
14,9 „	14,0 „
18,1 „	17,5 „

Die empirischen und theoretischen Werte stimmen gut überein, so daß wir annehmen müssen, daß die Formel den Sachverhalt richtig wiedergibt.

Nun gehen wir weiter und suchen die negative Reaktion zu bestimmen, die eintreten würde, wenn die negative Erregung allein vorhanden wäre. Wir nehmen dabei an, daß die wirklich beobachtete Reaktion die Resultante ist aus der positiven Reaktion, die bei alleinigem Vorhandensein der positiven Erregung, und der negativen, die bei alleinigem Vorkommen der negativen Erregung in der betreffenden Belichtungszeit eintreten würde. Das Verhältnis zwischen theoretischer positiver, theoretischer negativer und wirklich eingetretener Reaktion ist als das folgende:

Positive theoret. Reaktion + negative theoret. Reakt. = wirklich eingetretene Reaktion.

In dieser Gleichung kennen wir zwei Größen, die positive theoretische Reaktion, die wir mit unserer oben abgeleiteten Formel berechnen können, und die wirklich eingetretene Reaktion. Daraus ist die negative theoretische Reaktion zu berechnen, wie es in der folgenden Zusammenstellung geschehen ist. Die Belichtungszeiten, die niedriger sind als die das Optimum auslösende Zeit, sind nicht berücksichtigt, da nach unserer oben gemachten Annahme hier noch keine Wirkung der negativen Erregung eintritt.

Theoretisch negative Reaktion (in 10 cm v. d. Lampe).

Belichtungszeit in Min.	Theoret. posit. Reaktion berechn. nach der Formel $r' = 0,5 + (t' - 11)\,1,6$[1]	Empirisch gefund. Reakt.	Theoretische negat. Reaktion = gefund. Reaktion — posit. theoret. Reaktion
30	30,9 %	3,5 %	3,5 — 30,9 = — 27,4
60	78,9 „	0 „	0 — 78,9 = — 78,9
90	126,9 „	— 1,5 „	— 1,5 — 126,9 = — 128,4
120	174,9 „	— 6,5 „	— 6,5 — 174,9 = — 181,4
180	270,9 „	— 9,5 „	— 9,5 — 270,9 = — 280,4
240	366,9 „	— 14,0 „	— 14,0 — 366,9 = — 380,9

Da wir nun die negative theoretische Reaktion für eine Anzahl Belichtungszeiten konstruiert haben, so wollen wir untersuchen, welche Beziehung hier besteht zwischen Dauer der Belichtung und Größe der Reaktion. Die folgende Tabelle zeigt, daß hier, wie bei

1) Vgl. S. 229.

der positiven Reaktion, die Differenzen der Reaktionen proportional gehen den Differenzen der Belichtungszeiten.

Theoretische negative Reaktion:

Belichtungszeit in Min.	Negat. theor. Reaktion	Diff. d. Belicht.zeiten	Differenz d. Reaktionen	$\frac{\text{Diff. d. Reakt.}}{\text{Diff. d. Zeit}} = -f$
30	— 27,4			
60	— 78,9	30	— 51,5	— 1,71
90	— 128,4	30	— 49,5	— 1,65
120	— 181,4	30	— 53,0	— 1,76
180	— 280,4	60	— 99,0	— 1,65
240	— 380,9	60	—100,5	— 1,67

Mittelwert für $-f = -1{,}68$.

Für die theoretische negative Reaktion bekommen wir also:

$$\frac{-r' + r}{t' - t} = -f$$

und daraus $$-r' = -r - (t' - t) f.$$

Wenn wir nun die Resultanten der theoretischen positiven und der entsprechenden theoretischen negativen Reaktionen bestimmen, so müssen die auf diese Weise erhaltenen Reaktionswerte mit den experimentell gefundenen übereinstimmen. In der folgenden Tabelle ist diese Berechnung ausgeführt, wobei für die negative Reaktion gesetzt wurde:

$$-r = -380{,}9$$
$$t = 240$$
$$f = 1{,}68.$$

Die Werte für die positive Reaktion sind der Tabelle S. 230 entnommen.

Berechnung der eingetretenen Reaktion
als Resultante der theoret. positiven und der theoret. negativen Reaktion.

Belichtungszeit in Min.	+ Reaktion, ber. n. d. Formel $r' = 0{,}5 + (t' - 11)1{,}60$	— Reaktion, ber. n. d. Formel $-r' = -380{,}9 - (t' - 240)\,1{,}68$	Resultante: pos. Reakt. + neg. Reakt.	Gefundene Reaktion
30	30,9 %	— 28,1 %	+ 2,8 %	+ 3,5 %
60	78,9 „	— 78,5 „	+ 0,4 „	0
90	126,9 „	— 128,9 „	— 2,0 „	— 1,5 „
120	174,9 „	— 179,3 „	— 4,4 „	— 6,5 „
180	270,9 „	— 280,1 „	— 9,2 „	— 9,5 „
240	366,9 „	— 380,9 „	— 14,0 „	— 14,0 „

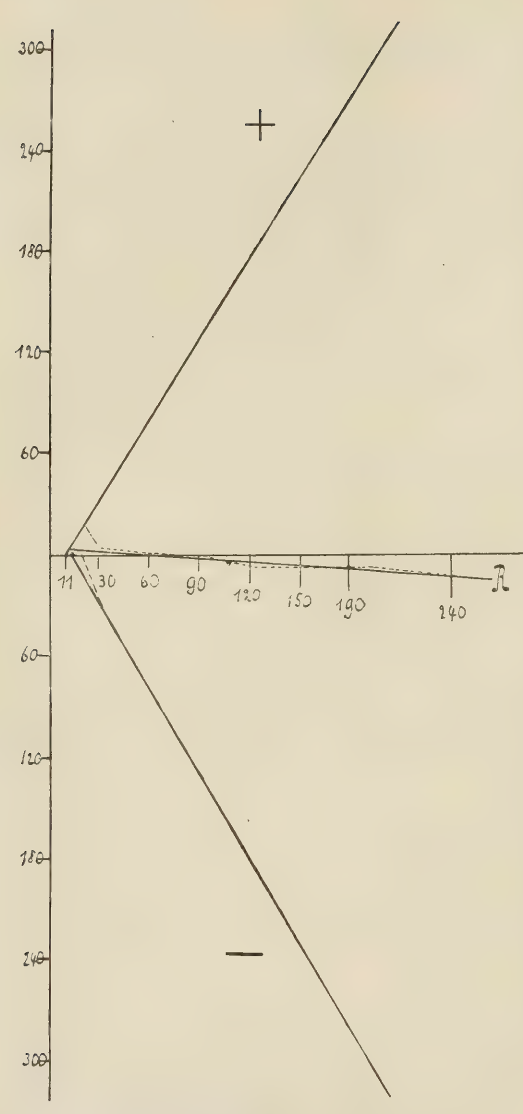


Fig. 4. Verhältnis der positiven und negativen Reaktion in 10 cm v. d. Lampe (ca. 3000 Meterkerzen).

+ = positive theoretische Reaktion,
— = negative theoretische Reaktion,
R = resultierende Reaktion,
----- = wirklich eingetretene Reaktion.

Auf der Abszisse sind die Belichtungszeiten verzeichnet. Die Ordinaten stellen die Permeabilitätsänderung vor. Für die nähere Erläuterung muß auf den Text (S. 232—233) verwiesen werden.

Die Übereinstimmung zwischen berechneten und gefundenen Reaktionswerten ist recht gut, so daß unsere Konstruktion also mit den Tatsachen im Einklang ist.

Um die Übersicht zu erleichtern ist in der Fig. 4 das Ergebnis unserer bisherigen Auseinandersetzungen graphisch dargestellt. Daraus ist ersichtlich, daß sowohl positive wie negative theoretische Reaktion geradlinig, also mit konstanter Geschwindigkeit verlaufen. Der Winkel, den die positive Gerade mit der Abszisse bildet, ist etwas kleiner, als der entsprechende Winkel der negativen Geraden. Die Tangenten dieser beiden Winkel (= den Faktoren f und $-f$ in unseren Tabellen) betragen 1,60 bezw. 1,68. Die Geschwindigkeit der negativen theoretischen Reaktion ist also etwas größer als die der positiven.

Weiter sehen wir, daß die Resultante der theoretischen entgegengesetzten Reaktionen

in der Zeit von 30—240 Min. mit der experimentell bestimmten Kurve völlig zusammenfällt, daß das aber für die Belichtungszeit 10 (Reaktionsbeginn) — 30 Min. nicht mehr zutrifft. Das hierher gehörige Kurvenstück setzt sich aus zwei Teilen zusammen, dem positiven Anstieg und dem größeren Teil des positiven Abstieges. Während des Anstieges fällt die gefundene Kurve zusammen mit der theoretischen positiven Kurve, und wir können deshalb die Abweichung so erklären, daß die theoretische negative Reaktion erst beim positiven Optimum beginnt (22 Min.), erst schneller, dann langsamer verläuft und schon bei 30 Min. konstante Geschwindigkeit erreicht.

Wenn wir nun auf unsere Hauptfrage nach dem Verlauf und der gegenseitigen Beeinflussung der positiven und negativen Erregung zurückkommen, so können wir uns vorstellen, daß die Rekonstruktion der Reaktionen, wie wir sie in Fig. 4 dargestellt haben, nichts anderes ist als ein Bild der im Plasma sich abspielenden Erregungsvorgänge. Dabei ist, als einfachste Beziehung, vorausgesetzt, daß zwischen Reaktion und Erregung Proportionalität besteht, so daß also einer doppelt so hohen positiven oder negativen Erregung eine doppelt so hohe positive oder negative Reaktion entsprechen würde.

Wir können uns das Zustandekommen von positiver und negativer Reaktion also folgendermaßen vorstellen. Durch die Reizung entsteht eine positive Erregung, die mit konstanter Geschwindigkeit zunimmt. Dadurch wird, ganz allgemein ausgedrückt, das vitale Gleichgewicht der Zelle gestört, und wenn die positive Erregung eine bestimmte Höhe erreicht hat, so verursacht sie die Entstehung einer entgegengesetzt gerichteten, negativen Erregung, die erst schneller, dann langsamer, sehr bald gleichmäßig zunimmt, aber auch dann immer noch schneller verläuft, als die positive Erregung. Die beiden nebeneinander herlaufenden Erregungen können die ihnen entsprechenden Reaktionen nicht auslösen, da sie sich gegenseitig addieren, so daß die wirklich eintretende Reaktion bedingt ist durch die Resultante der beiden Erregungen. Auf diese Weise muß zuerst positive Reaktion eintreten, die bis zu einem Optimum zunimmt, dann muß sie abnehmen bis 0, worauf dann die negative Reaktion einsetzt.

Die Erklärung des Umschlagens von positiver in negative Reaktion ist auch von Blaauw (S. 81 ff.) versucht worden durch die Annahme einer positiven und einer negativen Erregung und er hat nachgewiesen, daß der Eintritt der negativen Reaktion

ebenso von der Zufuhr einer bestimmten Lichtmenge abhängt, wie der der positiven. Ich sehe deshalb auch die Bedeutung meiner obigen theoretischen Ausführungen nicht darin, aufs neue auf das Vorhandensein zweier entgegengesetzter ungleich schnell verlaufender Erregungen hingewiesen zu haben, sondern ich wollte hauptsächlich zeigen, wie man sich in einem speziellen Fall die Wirkung der beiden Erregungen im einzelnen vorstellen kann.

Nach meiner Auffassung würde durch das Licht nur die positive Erregung induziert, die negative aber wäre wieder eine direkte Folge der positiven und würde ausgelöst, sobald die positive Erregung eine bestimmte Höhe erreicht hat. Auf diese Ansicht führen mich die Verdunkelungsversuche, in denen immer, auch bei nur 10 Min. langem Lichtentzug, nur negative Reaktion eintritt. Die betreffenden Blätter hatten im Licht gestanden, es mußte also in ihnen positive und negative Erregung vorhanden sein. Werden sie nun verdunkelt, so hört damit der Reizanlaß für die positive Erregung auf, die deshalb nicht weiter zunehmen wird. Der Reizanlaß für die negative Erregung bleibt aber in der vorhandenen positiven Erregung bestehen. Die negative Erregung wird also weiter zunehmen, aber sie kann sich nicht mehr mit der positiven kombinieren, da diese ja nicht weiter zunimmt. Die Folge davon ist, daß rein negative Reaktion eintritt, die Permeabilität also abnimmt.

Der Sinn der negativen Erregung liegt darin, daß durch sie das gestörte vitale Gleichgewicht wieder zurückreguliert wird. Wenn die negative Erregung gleich schnell verliefe wie die positive, so würde ihre Resultante der Abszisse parallel verlaufen, womit ein neuer Gleichgewichtszustand erreicht wäre. Da nun aber die negative Erregung schneller wächst als die positive, so schneidet die Resultante die Abszisse, womit das ursprüngliche Gleichgewicht nach der entgegengesetzten Richtung wie anfänglich überschritten wird. Dadurch muß von neuem das Bestreben zur Rückregulierung erweckt werden, wobei die Gleichgewichtslage eventuell von neuem überschritten wird. Diesen Prozeß der Überschreitung und Regulierung kann man sich so lange fortgesetzt denken, bis keine Überschreitung mehr eintritt. Die Reaktionskurve, die wir in dem Fall bekommen, muß eine pendelartige Bewegung aufweisen. Das ist in der Tat der Fall, wie aus den Versuchen S. 203 u. 204 ersichtlich ist. Die Pendelbewegungen werden hier immer geringer und es ist anzunehmen, daß sie bei genügend langer Belichtung oder Verdunkelung schließlich ganz aufhören würden.

Einen ähnlichen pendelartigen Verlauf der Reaktionskurve kennt man auch bei photonastischen Bewegungen (Pfeffer, II). Diese Ähnlichkeit ist nicht zufällig, da bei den photonastischen Variationsbewegungen nach Lepeschkins Untersuchungen die Turgoränderung durch eine Änderung der Permeabilität verursacht wird, so daß also die eintretenden Bewegungen nichts anderes als sichtbar gewordene Permeabilitätsänderungen sind.

B. Biologischer Teil.

Es sollen in diesem Teil die Beobachtungen mitgeteilt werden über die Änderung der Permeabilität unter den natürlichen Vegetationsbedingungen und daran anschließend soll versucht werden, diese Änderungen mit Hilfe der im vorigen Teil gewonnenen physiologischen Tatsachen zu erklären und ihre Bedeutung für das Leben der Pflanze festzustellen.

1. Der tägliche Verlauf der Permeabilität unter den natürlichen Vegetationsbedingungen.

Einiges hierhergehörige ist bereits in der vorläufigen Mitteilung (S. 75 und 76) enthalten, doch sollen hier nun die betreffenden Beobachtungen vollständig mitgeteilt werden. Die Untersuchungen wurden ausgeführt an *Tilia cordata* im September und anfangs Oktober 1908 und an *Buxus sempervirens rotundifolia* im November und Dezember 1908.

Die Bestimmung der Permeabilität geschah nach der im physiologischen Teil mitgeteilten Methode. Bei den Messungen an *Tilia* betrug der Konzentrationsunterschied zweier aufeinanderfolgender Kochsalzlösungen nicht 0,044 Mol wie gewöhnlich sondern 0,050 Mol. In der Tabelle sind die Werte für den Permeabilitätskoeffizienten μ auf zwei Stellen ab- resp. aufgerundet, denn da wir hier nur einzelne Blätter miteinander vergleichen können, darf auf kleine Unterschiede wegen der individuellen Abweichungen kein Wert gelegt werden.

Tilia cordata. (September 1908.)

Plasmolyt. Grenzkonz.		Permeabil.-Koeffizient μ	Witterung	Datum	
Mol NaCl	Mol Sacch. = Osm. Dr. d. Zellen				
1,000	1,125	0,34	Sonne	5^{45} nm.	8. Sept.
0,850	0,900	0,38	Sonne	8^{25} vm.	9. Sept.
			bewölkt	nachmitt.	
0,875	0,975	0,35	"	5^{30} nm.	
0,800	0,900	0,34	Regen	8^{25} vm.	10. Sept.
0,800	0,900	0,34	"	5^{30} nm.	
0,700	0,825	0,31	trübe	8^{30} vm.	11. Sept.
0,750	0,900	0,29	"	1^{45} nm.	
			Sonne kommt	2^{45} "	
0,750	0,937	0,27	" "	3^{00} "	
0,700	0,862	0,28	etwas Sonne	8^{20} vm.	12. Sept.
0,750	0,900	0,29	wenig Sonne, teilw. bewölkt	10^{00} "	
			Sonne	nachm.	13. Sept.
0,775	0,937	0,29	Sonne	8^{40} vm.	14. Sept.
0,775	0,900	0,32	"	10^{35} "	
0,925	1,012	0,36	"	5^{30} nm.	
0,825	0,937	0,34	Sonne	8^{20} vm.	15. Sept.
0,800	0,900	0,34	"	10^{30} "	
0,950	1,050	0,35	"	2^{00} nm.	
1,025	1,125	0,36	"	4^{30} "	
0,900	0,975	0,36	"	5^{30} "	
0,725	0,900	0,27	Gewitterregen, trübe	8^{20} vm.	16. Sept.
0,750	0,937	0,27	etwas aufgehellt	10^{30} "	
			Sonne	12^{30} "	
0,875	1,012	0,32	"	2^{00} nm.	
0,900	1,050	0,32	"	5^{20} "	
			Sonne		17. Sept.
1,000	1,125	0,34	Sonne	4^{30} nm.	18. Sept.
			" geht weg	5^{00} "	
0,875	1,050	0,29	" weg	5^{30} "	
0,800	0,975	0,29	Sonne	8^{30} vm.	19. Sept.
0,800	1,012	0,26	"	11^{00} "	
0,900	1,050	0,32	"	1^{30} nm.	
0,950	1,050	0,35	"	3^{00} "	
1,025	1,200	0,32	"	4^{30} "	
			bewölkt	vorm.	20. Sept.
			Sonne	nachm.	

Plasmolyt. Grenzkonz.		Permeabil.-Koeffizient	Witterung		Datum	
Mol NaCl	Mol Sacch. = Osm. Dr. d. Zellen	μ				
			teils Sonne, teils bewölkt		vorm.	21. Sept.
0,875	1,050	0,29	„ „ „ „		4^{00} nm.	
0,900	1,125	0,26	bewölkt		5^{30} „	
0,800	0,975	0,28	bewölkt, trübe		8^{25} vm.	22. Sept.
0,750	0,975	0,24	„ „		11^{00} „	
0,850	1,050	0,28	„ „		1^{35} nm.	
0,850	1,050	0,28	„ „		3^{30} „	
0,800	1,050	0,23	„ „		5^{30} „	
0,700	0,937	0,22	bewölkt		8^{25} vm.	23. Sept.
0,750	1,012	0,21	„		11^{00} „	
0,825	1,087	0,23	„		1^{35} nm.	
0,825	1,087	0,23	„		5^{00} „	
0,725	0,975	0,21	bewölkt		8^{30} vm.	24. Sept.
0,825	1,087	0,23	„		1^{55} „	
0,825	1,087	0,23	„		5^{05} „	
0,675	0,900	0,22	bewölkt		8^{30} vm.	25. Sept.
			Sonne		9—12 vm.	
			etwas Sonne, etwas bewölkt		12— 2 nm.	
0,800	1,012	0,26	„ „ „ „		2^{00} nm.	
0,775	1,087	0,18	bewölkt		5^{00} „	
0,650	0,937	0,15	Regen		8^{30} vm.	26. Sept.
0,700	1,050	0,12	bewölkt, trübe		11^{00} „	
0,775	1,087	0,18	weniger bewölkt		1^{50} nm.	
			bewölkt			27. Sept.
0,625	0,937	0,12	Regen	15°	9^{20} vm.	28. Sept.
0,750	1,012	0,21	etwas aufgehellt	20°	2^{00} nm.	
0,600	0,900	0,12	Nebel	13°	8^{30} vm.	29. Sept.
			Sonne	20,5°	1^{50} nm.	
0,875	1,125	0,25	„	21,5°	3^{00} „	
0,700	0,937	0,22	Sonne	15°	8^{30} vm.	30. Sept.
0,950	1,125	0,31	„	23°	3^{00} nm.	
0,675	0,937	0,19	Sonne	12°	8^{45} vm.	1. Okt.
0,875	1,162	0,23	„	21°	3^{00} nm.	
0,700	0,900	0,25	Sonne	14°	8^{50} vm.	2. Okt.
0,775	1,012	0,24	„	21°	3^{00} vm.	

Vergleichen wir in der Tabelle die beiden Kolonnen Permeabilitätskoeffizient und Witterung miteinander, so ist klar ersichtlich, daß sich die Permeabilität nach der Beleuchtung richtet und zwar läßt sich dieser Zusammenhang folgendermaßen ausdrücken:

Folgt auf Sonnenschein trübes Wetter, so wird die Permeabilität geringer, vergleiche in der Tabelle 9.—11. Sept., 15./16. Sept., 19.—22. Sept.

Folgt auf trübes Wetter Sonnenschein, so nimmt die Permeabilität zu, siehe in der Tabelle 16. Sept. vormitt. und nachmitt., 25. Sept., 26.—30. Sept.

Bei länger andauerndem trübem Wetter nimmt die Permeabilität immer mehr und mehr ab, vergleiche in der Tabelle 22. bis 26. Sept.

Allgemein ist die Permeabilität an sonnigen Tagen höher als an trüben. Im Mittel war die Permeabilität in der Zeit vom 8.—30. Sept. 08:

Bei Sonnenschein: $\mu = 0{,}32$[1]) = 133 (22 Messung.)
Bei trübem Wetter: $\mu = 0{,}24$[2]) = 100 (28 „

Mit Hilfe des im physiologischen Teile festgestellten wollen wir nun versuchen, das beschriebene Verhalten zu erklären. Wir haben dort gesehen, daß die Permeabilität immer größer wird, je mehr Licht wir zuführen, vorausgesetzt natürlich, daß die zugeführte Lichtmenge nicht so groß ist, daß negative Reaktion eintritt, was aber eventuell durch Änderung der Stimmung verhindert werden kann.

Im Laufe eines schönen Tages, bei starker Lichtzufuhr wird deshalb die Permeabilität stärker zunehmen als während eines trüben Tages, wo die Zunahme nur schwach oder sogar unmerklich ist (man vergleiche hierzu in der Tabelle die sonnigen Tage 14., 15., 19. und 30. September und die trüben Tage 22., 23. und 24. September). Daraus erklärt es sich, daß wir die mittlere Tagespermeabilität an schönen Tagen höher gefunden haben, als an trüben und ebenso erklärt sich damit das Sinken der Permeabilitätskurve, wenn auf Sonnenschein trübes Wetter folgt und das Ansteigen, wenn das umgekehrte der Fall ist.

Weiter haben wir nun noch zu erklären, warum die mittlere Tagespermeabilität bei anhaltend trübem Wetter immer mehr und mehr abnimmt. Das Zustandekommen dieser Erscheinung können wir uns folgendermaßen vorstellen.

1) Maximum 0,38, Minimum 0,25.

2) Maximum 0,35, Minimum 0,12.

An einem Morgen sei die Permeabilität $= p$. Im Laufe des Tages nimmt sie zu, so daß die mittlere Tagespermeabilität größer ist als p, nämlich $= p^t$. Im Laufe der Nacht nimmt die Permeabilität wieder ab. Wenn nun die mittlere tägliche Zunahme gleich ist der mittleren täglichen Abnahme, so kommen wir am nächsten Morgen wieder auf die Ausgangspermeabilität p zurück. Übertrifft hingegen die nächtliche Abnahme die tägliche Zunahme, so wird am nächsten Morgen ein tieferer Stand erreicht als am vorhergehenden. Nimmt jetzt auch im Laufe des Tages die Permeabilität in gleichem Maße zu wie am vorhergehenden Tag, so muß die mittlere Tagespermeabilität doch geringer sein als gestern, denn das Ansteigen erfolgte von einem tieferen Anfangspunkte aus. Es muß somit die mittlere tägliche Permeabilität immer kleiner werden, wenn die mittlere tägliche Zunahme kleiner ist als die mittlere tägliche Abnahme. Im September, wo die Nächte schon wieder länger sind, kann das bei anhaltend trübem Wetter wohl eintreffen, und es ist deshalb gut verständlich, daß die mittlere Tagespermeabilität vom 22.—26. September, bei anhaltend trübem Wetter immer mehr gesunken ist.

Eine Anzahl mehr vereinzelter Messungen, die im Juli 09 am gleichen Objekt ausgeführt wurden, bestätigten das Resultat, daß die Permeabilität bei Sonnenschein im allgemeinen größer ist als bei Bewölkung.

Tilia cordata, Juli 09.

Plasmolyt. Grenzkonz.		Permeabilitätskoeffizient μ		Datum
Mol NaCl	Mol Sacch.	bei Sonnenschein	bei trübem Wetter	
0,772	0,862		0,35	10^{25} vm. 2. Juli
0,727	0,862		0,31	10^{00} vm. 3. „
0,882	0,900	0,40		11^{05} vm. 5. „
0,772	0,862		0,35	3^{10} nm. 6. „
0,750	0,900		0,29	3^{20} nm. 8. „
0,816	0,975	0,30		2^{45} nm. 15. „
0,750	0,825	0,35		9^{00} vm. 16. „
0,838	0,862	0,40		12^{00} vm. 16. „
0,816	0,862	0,38		3^{00} nm. 16. „
0,816	0,862	0,38		6^{00} nm. 16. „
0,639	0,787		0,28	10^{00} vm. 17. „
0,750	0,825	0,35		2^{35} nm. 19. „
0,772	0,862	0,35		2^{55} nm. 23. „
		0,36 im Mittel	**0,31**	

Um zu sehen, ob die Resultate, die ich im Sept. 08 bei der Linde erhalten hatte, auch für andere Objekte Gültigkeit hätten, untersuchte ich im November und Dezember 08 die Blätter eines großen Strauches von *Buxus sempervirens rotundifolia*. Das Ergebnis dieser Untersuchung ist in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Buxus sempervirens rotundifolia.

Temp. der Lösung °C.	Plasmolyt. Grenzkonz.		μ	Temp. im Freien °C.	Datum	Witterung	Tagesmittel	
	Mol NaCl	Mol Sacch.					μ	Temp. im Freien
17,75	0,860	1,087	0,259	8,5	1^{35} nm. 19. Nov.	trübe	0,25	7,25
18,50	0,816	1,050	0,247	6	5^{25} "	Nacht		
18	0,794	1,050	0,218	4,5	8^{30} vm. 20. Nov.	trübe		
18,5	0,772	1,050	0,200	6	10^{45} "	"	0,20	5,75
18,5	0,794	1,050	0,218	6,5	2^{45} nm.	etwas Sonne		
18,5	0,750	1,050	0,177	6	4^{35} "	bewölkt		
18	0,794	1,087	0,194	2,5	8^{25} vm. 21. Nov.	es schneit		
18,5	0,816	1,087	0,218	3,5	11^{26} "	Schnee u. Regen	0,20	3,66
18,75	0,794	1,087	0,194	5	1^{35} nm.	trübe		
					22. Nov.	Regen		
18	0,772	1,087	0,177	7	8^{50} vm. 23. Nov.	Regen		
18	0,838	1,125	0,212	7,5	11^{05} "	regnerisch	0,18	7,50
18,25	0,772	1,087	0,177	8	4^{20} nm.	"		
18,25	0,772	1,087	0,177	7,5	5^{35} "	Nacht		
17,5	0,772	1,125	0,147	5	8^{25} vm. 24. Nov.	etwas bewölkt		
17,5	0,727	1,050	0,153	5	10^{30} "	" "	0,15	5,40
17,75	0,794	1,125	0,171	7	1^{30} nm.	etwas Sonne		
18	0,772	1,125	0,147	4,5	4^{55} "	" "		
17,75	0,794	1,162	0,142	0	8^{25} vm. 25. Nov.	hell		
17,5	0,882	1,200	0,200	1,5	10^{00} "	Sonne	0,18	2,10
17,75	0,860	1,162	0,200	2	11^{05} "	"		
17,75	0,794	1,125	0,171	5	5^{05} nm.	Dämmerung		
18,25	0,882	1,200	0,200	7	1^{35} nm. 26. Nov.	trübe	0,17	7,50
18,5	0,772	1,125	0,147	8	4^{45} "	etw. aufgehellt		
18,5	0,816	1,087	0,218	6	1^{25} nm. 27. Nov.	Sonne	0,18	5,50
18	0,794	1,162	0,141	5	5^{25} "	Dämmerung		
18	0,838	1,200	0,159	1	8^{30} vm. 28. Nov.	hell		
18,25	0,838	1,087	0,241	3,5	10^{50} "	Sonne	0,20	3,00
18,5	0,838	1,125	0,212	4,5	1^{35} nm.	"		
					29. Nov.	Sonne		

Temp. der Lösung °C	Plasmolyt. Grenzkonz.		μ	Temp. im Freien °C	Datum	Witterung	Tagesmittel	
	Mol. NaCl	Mol Sacch.					μ	Temp. im Freien
17,25	0,838	1,200	0,159	—1	8^{55} vm. 30. Nov.	hell		
17,25	0,838	1,125	0,212	0	11^{00} 〃	Sonne	0,18	0,25
17,25	0,860	1,200	0,183	2	1^{40} nm.	〃		
18	0,838	1,200	0,159	0	5^{25} 〃	Dämmerung		
16,25	0,816	1.200	0,130	—3	8^{30} vm. 1. Dez.	hell		
16,5	0,838	1,162	0,189	0	11^{00} 〃	Sonne	0,17	— 0,12
17,25	0,882	1,200	0,200	1,5	1^{30} nm.	〃		
17,75	0,860	1,237	0,159	1	5^{00} 〃	Sonne weg		
17,5	0,882	1,200	0,200	— 0,5	8^{15} vm. 2. Dez.	leicht bewölkt		
17,5	0,816	1,162	0,165	0	10^{30} 〃	〃 〃	0,17	1,00
18,25	0,794	1,125	0,171	2	11^{10} 〃	〃 〃		
18,25	0,838	1,200	0,159	2,5	5^{10} nm.	Dämmerung		
18	0,860	1,200	0,183	2	8^{25} vm. 3. Dez.	hell		
18	0,838	1,200	0,159	3,5	9^{40} 〃	leicht bewölkt	0,18	4,00
18	0,838	1,162	0,189	5,5	1^{25} nm.	etwas Sonne		
18	0,882	1,200	0,200	5	5^{25} 〃	Nacht		
17,75	0,882	1,200	0,200	1	8^{15} vm. 4. Dez.	Nebel		
18	0,860	1,200	0,188	2	11^{45} 〃	trübe	0,19	1,87
18,5	0,860	1,200	0,183	2,5	1^{25} nm.	〃		
18,75	0,860	1,200	0,183	2	5^{10} 〃	Dämmerung		
17	0,838	1,162	0,189	0	8^{20} vm. 5. Dez.	trübe		
17,5	0,838	1,200	0,159	1,5	11^{50} 〃	〃	0,18	1,36
17,75	0,882	1,237	0,177	2	1^{45} nm.	〃		
					6. Dez.	bewölkt		
18	0,838	1,200	0,159	5	8^{55} vm. 7. Dez.	bewölkt		
18	0,838	1,200	0,159	8	1^{30} nm.	〃	0,17	7,00
18,5	0,860	1,200	0,183	8	5^{30} 〃	Nacht		
18	0,838	1,200	0,159	5	8^{20} vm. 8. Dez.	bewölkt		
18	0,838	1,200	0,159	8	1^{35} nm.	trübe	0,17	6,60
18,75	0,860	1,200	0,183	7	5^{25} 〃	Nacht		
18	0,838	1,200	0,159	3,5	8^{20} vm. 9. Dez.	hell		
18	0,838	1,125	0,212	6,5	11^{10} m.	Sonne		
18	0,816	1,125	0,194	7,5	11^{55} 〃	〃	0,19	6,10
18	0,838	1,162	0,189	7	5^{15} nm.	Dämmerung		

Sehen wir jetzt diese Angaben genauer durch, so ergibt sich, daß in der ersten Hälfte der Tabelle, bis zum 29. November der Einfluß der Beleuchtung auf die mittlere Tagespermeabilität deutlich ersichtlich ist. Bei anhaltend trübem Wetter nahm die Permeabilität, wie bei der Linde im September (vergl. S. 237) immer mehr und mehr ab. Die Erklärung dieser Erscheinung ist auch hier die gleiche, der mittlere tägliche Zuwachs ist geringer als die mittlere nächtliche Abnahme (vergl. in der Tabelle S. 240, 19. bis 24. Nov.). Folgt auf trübes Wetter wieder Sonnenschein, so steigt die mittlere Tagespermeabilität (siehe in der Tabelle 24.—28. Nov.).

Buxus verhielt sich also bis gegen Ende November im Freien wie die Linde, von hier weg aber war ein deutlicher Einfluß der Beleuchtung auf die mittlere Tagespermeabilität nicht mehr zu erkennen (siehe in der Tabelle 30. Nov. bis 9. Dez.). In dieser Periode war die mittlere Tagespermeabilität an sonnigen wie an trüben Tagen annähernd gleich. Diese Erscheinung wird verständlich, wenn man bedenkt, daß die Lichtintensität und damit die Lichtzufuhr an sonnigen Tagen vom November gegen den Dezember hin immer geringer wird, so daß damit das tägliche Ansteigen der Permeabilität immer schwächer wird, womit sich die mittleren Tagespermeabilitäten der sonnigen und trüben Tage einander immer mehr nähern. Eine Verschiedenheit würde aber wahrscheinlich doch noch zum Ausdruck kommen, wenn die einzelnen Blätter keine individuellen Verschiedenheiten aufwiesen. So aber verdecken diese die geringen Unterschiede zwischen sonnigen und trüben Tagen, so daß das Tagesmittel in allen Fällen annähernd gleich wird. Damit ist zugleich ausgedrückt, daß dieses Gleichwerden der Tagesmittel in der finstersten Periode des Jahres eine notwendige Folge des Einflusses der Beleuchtung auf die Permeabilitätsänderung ist.

Bei der Linde haben wir gefunden, daß bei Sonnenschein die Permeabilität höher ist als wenn die Sonne nicht scheint. Das gleiche finden wir auch hier, wenn wir aus den entsprechenden Werten in der Tabelle die Mittel berechnen, wie dies in der folgenden Zusammenstellung geschehen ist.

Mittelwerte für μ, Nov. — Dez. 08.

Sonne	$\mu = 0{,}205$	**0,200**: bei Sonnenschein
Teils Sonne, teils bewölkt	0,193	

Trübe, Regen	0,192	
Bewölkt	0,168	
Dämmerung (abends)	0,168	**0,170**: bei fehlender Sonne
Hell (am Morgen bevor die Sonne erscheint)	0,155	

Aus der folgenden Tabelle, die Messungen zwischen dem 23. April und 7. Mai enthält, geht hervor, daß sich *Buxus* in anderen Jahreszeiten ebenso verhält.

Buxus sempervirens rotund. 23. April — 7. Mai 09.

Plasmolyt. Grenzkonz.		Permeabilitätskoeffizient μ		Datum	
Mol NaCl	Mol Sacch.	bei Sonnenschein	bei trübem Wetter		
0,794	0,975	0,28		2^{30} nm.	23. April
0,794	1,012		0,25	4^{40} „	23. „
0,816	0,975	0,30		9^{35} vm.	24. „
0,727	0,937		0,25	8^{45} „	26. „
0,683	0,862		0,26	8^{15} „	28. „
0,661	0,862		0,24	9^{10} „	28. „
0,727	0,937		0,25	8^{45} „	30. „
0,860	1,012	0,31		9^{15} „	3. Mai
0,772	1,012		0,23	8^{35} „	5. „
0,750	0,975	0,24		8^{55} „	7. „
		0,28 : im Mittel : **0,25**			

Bei *Tilia* wie bei *Buxus* ist die Permeabilität bei Sonnenschein immer größer als bei trübem Wetter, das ist das Hauptergebnis der bisherigen Messungen im Freien. Alle diese Messungen beziehen sich aber nur auf den Tag und es war deshalb notwendig, den Verlauf der Permeabilität auch während eines Tages und einer Nacht genau zu verfolgen. Das Ergebnis dieser Untersuchung war zwar nach dem bisherigen vorauszusehen, die Permeabilität mußte, da sie von der Beleuchtung abhängt, nachts tiefer sein als am Tage. Als Versuchsobjekt wurde die Linde gewählt und zur Messung, die alle 3 Std. erfolgte, nur Blätter genommen, die an der gleichen Seite des Baumes in möglichst gleicher Lichtexposition sich befanden. Das Ergebnis der Untersuchung ist in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tilia cordata. 16.—17. Juli 09.

Stärkeprobe, an den Schnitten mit Jod ausgeführt	μ	Datum	Temp. im Freien	Temp. der Lösg.	Plasm. Grenzkonz.	
					Mol NaCl	Mol Sacch.
		16. Juli				
Zellen des Palisaden- und Schwammparenchyms meist ganz schwarz	0,35	Sonne 9⁰⁰ vm.	18	17,5	0,750	0,825
	0,40	„ 12⁰⁰ „	22	18	0,838	0,862
	0,38	„ 3⁰⁰ nm.	25	18,5	0,816	0,862
	0,38	„ 6⁰⁰ „	21	20	0,816	0,862
	0,35	noch Tag 9⁰⁰ nm.	18	19	0,772	0,862
		17. Juli				
Nur in vereinzelten Komplexen die Zellen ganz schwarz, meist z. T. schwarz, oft wie grob punktiert, in vereinzelten Komplexen gelb	0,31	Nachts 12⁰⁰	18	19	0,705	0,825
Nicht wesentlich anders	0,28	„ 3⁰⁰	18	19	0,639	0,787
Die Zellen meist gelb od. braun, vereinzelt z. T. schwarz	0,31	Trübe 6⁰⁰ vm.	14	19	0,639	0,750
	0,28	„ 10⁰⁰ „	15	17,5	0,639	0,787

Die Tabelle läßt erkennen, daß die Permeabilität von Morgen bis Mittag stieg, hierauf langsam abnahm, abends 9 Uhr wieder so hoch stand wie morgens 9 Uhr und dann weiter in der Nacht noch mehr abnahm. Bestimmen wir den Mittelwert der bei Sonnenschein und der nachts ausgeführten Messungen, so finden wir:

bei Sonnenschein 0,38 = 134,5
nachts . . . . 0,29 = 100

Wie im Experiment nach Verdunkelung, so tritt auch im Freien nachts eine Abnahme der Permeabilität ein.

Wir sehen somit, daß die im Freien unter den natürlichen Vegetationsbedingungen vorkommenden Permeabilitätsänderungen völlig durch die Änderung der Beleuchtung erklärt werden können. Auch wenn im Freien keine andere Ursache wirksam ist, so muß die Permeabilität sich so ändern, wie es festgestellt wurde, weil sie abhängig ist von der Belichtung, die ja im physiologischen Experimente der einzige Faktor war, den wir änderten. Im Freien aber ändert sich mit der Lichtintensität gewöhnlich auch die Temperatur und zwar gleichsinnig, nimmt das Licht zu, so tut die Temperatur dasselbe. Es ist also immer noch die Möglichkeit vorhanden, daß im Freien auch die Temperatur an der Perme-

abilitätsänderung beteiligt ist. Die Frage ließe sich entscheiden, wenn es gelänge, Fälle aufzufinden, in denen Temperatur und Beleuchtung sich ungleichsinnig änderten. Einige Angaben dieser Art finden sich wirklich in der Tabelle S. 240 und mögen hier zusammengestellt sein:

Die Tagesmittel des Permeabilitätskoeffizienten und der Temperatur waren:

21. Nov.	trübe, Regen	$\mu = 0{,}20$,	Temp. 3,66° C
22. „	„ „		
23. „	„ „	$\mu = 0{,}18$,	„ 7,50° C
24. „	bewölkt, teilw. etw. Sonne,	$\mu = 0{,}15$,	„ 5,40° C
25. „	Sonne	$\mu = 0{,}18$,	„ 2,10° C
26. „	trübe, dann etwas heller	$\mu = 0{,}17$,	„ 7,50° C
27. „	Sonne	$\mu = 0{,}18$,	„ 5,50° C
28. „	„	$\mu = 0{,}20$,	„ 3,00° C

Hier hat überall, wo die Permeabilität entsprechend der Beleuchtung größer wurde, die Temperatur abgenommen und wo mit der Beleuchtung die Permeabilität abnahm, ist die Temperatur gestiegen. Diesen Angaben ist noch ein Hinweis auf die Tabelle S. 244 beizufügen, wo die Permeabilität bei einer im Freien herrschenden gleichbleibenden Temperatur von 18° C von abends 9 Uhr weg in die Nacht hinein abnahm, entsprechend der Verdunkelung. Ich halte deshalb dafür, daß bei der Permeabilitätsänderung im Freien die Temperatur nicht oder doch nur in geringem Maße als Reizursache in Frage kommt, und daß damit auch im Freien die Permeabilität der Hauptsache nach nur von der Lichtzufuhr abhängt.

2. Der Verlauf der Permeabilität während der ganzen Vegetationsperiode.

Nehmen wir an, wir hätten während des ganzen Jahres immer gleichmäßig schönes Wetter, und fragen wir uns, wie in dem Fall die mittlere Tagespermeabilität ausfallen müßte, bleibt sie konstant oder ändert sie sich und wie? Zur Beantwortung dieser Frage möge das folgende dienen.

Es sei an einem Morgen die Permeabilität $= p_1$. Im Laufe des Tages nimmt sie zu und während der darauffolgenden Nacht wieder ab, so daß sie am folgenden Morgen den Wert p_2 erreicht hat. Die Permeabilität p_2 ist gleich p_1, wenn die in der 24-Stundenperiode eingetretene Zunahme gleich der Abnahme ist.

Ist aber die Zunahme größer als die Abnahme, so wird $p_2 \rangle p_1$ und in dem Fall ist die Permeabilität zu jeder Stunde des zweiten Tages höher als an den entsprechenden Stunden des ersten Tages, somit das Mittel des zweiten Tages höher als das des ersten. Wenn hingegen die Zunahme hinter der Abnahme zurückbleibt, so tritt das entgegengesetzte ein, das Mittel des zweiten Tages wird kleiner als das des ersten.

Die Zunahme der 24-Stundenperiode wird um so größer, je länger die Lichtzufuhr dauert, und die Abnahme um so geringer, je kürzer die Verdunkelung ist. Beides zugleich tritt ein, wenn die Tage länger und die Nächte kürzer werden. Im umgekehrten Fall ist das Ergebnis umgekehrt. Bei ideal schönem Wetter während des ganzen Jahres müßten also die Tagesmittel der Permeabilität vom Dezember bis gegen Ende Juni zunehmen und von da weg bis wieder zum Dezember immer kleiner und kleiner werden.

Man wird nun nicht erwarten dürfen, daß dieses theoretisch abgeleitete Verhalten unter den wirklichen Verhältnissen so klar zum Ausdruck kommt, wie zu fordern wäre, denn ein ganzes Jahr lang schönes Wetter gibt es ja leider nicht. Es kann ganz gut vorkommen, daß bei schlechtem Wetter in der aufsteigenden Periode statt eines weiteren Ansteigens ein Sinken der Permeabilität eintritt, wenn nämlich die tägliche Zunahme infolge der herabgesetzten Lichtstärke kleiner wird als die Abnahme. Umgekehrt ist in der absteigenden Periode ein Ansteigen statt weiteren Sinkens möglich, wenn auf eine Zeit schlechten Wetters, wo die Abnahme schneller vor sich ging, als theoretisch zu fordern wäre, wieder gutes Wetter eintritt.

Um die Richtigkeit dieser Auseinandersetzungen zu prüfen, habe ich im Laufe des Jahres immer wieder Messungen vorgenommen und zwar an *Buxus sempervirens rotundifolia*. In der Tabelle auf S. 247 sind die Ergebnisse sämtlicher Messungen zusammengestellt, die natürlich sowohl an sonnigen wie an trüben Tagen angestellt wurden. Die Einzelwerte, die zur Aufstellung der Mittelwerte dienten, sind im Anhang S. 277/278 enthalten.

Zu der Tabelle ist nur wenig zu bemerken. Die Permeabilität war am tiefsten im Dezember, am höchsten im Juli. Vom Dezember ab nahm sie nach beiden Seiten zu. Vom Dezember bis März ist die Zunahme deutlich, im April aber ist das Monatsmittel um etwas weniges kleiner als im März, im Mai gleich wie im März, und erst im Juli wieder deutlich höher. Als Gesamteindruck aber

ergibt sich, daß die mittlere Permeabilität von Dezember bis gegen Juli zu- und von da ab wieder abnahm. Die wirklichen Verhältnisse stimmen also innerhalb der zu erwartenden Fehlergrenzen mit den theoretisch zu fordernden überein und damit tritt aufs neue der enge Zusammenhang zwischen Licht und Permeabilitätsänderung klar zutage.

Buxus sempervirens rotundifolia.

Monatsmittel der Permeabilität. Nov. 08 — Oktob. 09.

Monat	μ		
	Maximum	Minimum	Mittel
November 08	0,34	0,14	0,21
Dezember 08	0,21	0,09	0,17
Januar 09	0,25	0,16	(0,20)
Februar 09	0,27	0,16	0,23
März 09	0,34	0,22	0,26
April 09	0,30	0,22	0,25
Mai 09	0,32	0,21	0,26
Juli 09	0,33	0,18	0,28
Oktober 09	0,26	0,13	0,22

Messungen an *Tilia* führten zum gleichen Ergebnis, wie aus der folgenden Zusammenstellung der Mittelwerte für drei verschiedene Perioden des Jahres hervorgeht. Die Berechnung dieser Werte erfolgte mit Hilfe der Tabellen S. 239 und S. 236—237.

Tilia cordata.

Mittelwerte der Permeabilität in verschiedenen Jahreszeiten.

2.—17. Juli 09:

Messungen an 6 Sonnen- und 6 trüben Tagen . . . . μ 0,34,

8.—18. September 09:

Messungen an 4,5 Sonnen- und 3 trüben Tagen . . . μ 0,32

24. September — 2. Oktober 09:

Messungen an 4,5 Sonnen- und 3 trüben Tagen . . . μ 0,21.

Auch für *Tilia* ist somit festgestellt, daß sie sich in der absteigenden Periode des Jahres so verhält, wie es theoretisch zu fordern ist, d. h. die mittlere Permeabilität nimmt vom Juli gegen den Oktober hin immer mehr und mehr ab. Für die aufsteigende Periode stehen mir keine Messungen zur Verfügung. Da sich aber die Linde in allen Versuchen immer gleich verhielt wie *Buxus*, so dürfen wir annehmen, daß sie sich auch in der aufsteigenden Periode des Jahres gleich verhält wie *Buxus*, daß also auch bei

ihr in dieser Zeit (Mai-Juli) die mittlere Permeabilität immer größer wird.

Fassen wir das bis jetzt in diesem Abschnitt Mitgeteilte kurz zusammen, so ergibt sich:

1. Auf Grund der experimentell festgestellten Abhängigkeit der Permeabilität von der Belichtung ist theoretisch zu fordern, daß die Permeabilität von Dezember bis gegen Juli zu- und von hier an wieder abnimmt. Der höchste Stand muß Ende Juni, der tiefste im Dezember erreicht sein.

2. Die Bestimmung der Mittelwerte in verschiedenen Zeiten des Jahres ergab:

bei *Buxus*: die Permeabilität nimmt vom Dezember bis zum Juli zu, von da an wieder ab. Der höchste Stand ist im Juli, der tiefste im Dezember erreicht.

bei *Tilia*: vom Juli bis zum Oktober nimmt die Permeabilität ab.

3. Die wirklich vorkommenden Verhältnisse stimmen somit mit dem theoretisch zu fordernden überein und ich sehe darin einen neuen Beweis dafür, daß im Freien unter den natürlichen Vegetationsbedingungen in erster Linie das Licht als permeabilitätsändernder Reiz in Frage kommt.

Aus der Tabelle S. 247 sind noch einige Angaben zu entnehmen, die vielleicht nicht ohne Interesse sind. Das Jahresmittel der Permeabilität berechnet sich für *Buxus* auf $\mu = 0{,}23$. Es sind also die Monate Oktober, November, Dezember, Januar unter dem Mittel geblieben, Februar erreichte das Mittel und März, April, Mai, Juli standen über dem Mittel. In Prozenten ausgedrückt ergeben sich für die einzelnen Monatsmittel folgende Abweichungen vom Jahresmittel:

Dezember:	— 26 %	Mai:	+ 13 %
Januar:	— 13 „	Juli:	+ 22 „
Februar:	0 „	Oktober:	— 4 „
März:	+ 13 „	November:	— 9 „
April:	+ 9 „		

Die größte Abweichung vom Jahresmittel nach der einen Richtung im Dezember, war von der größten Abweichung nach der anderen Richtung im Juli nicht viel verschieden, es liegt das Jahresmittel annähernd in der Mitte zwischen dem Maximum und Minimum der Monatsmittel. Es ließen sich vielleicht ganz interessante Schlüsse ziehen, wenn man Monats- und Jahresmittel bei

verschiedenen immergrünen Gewächsen bestimmte, oder doch bei einjährigen oder laubwerfenden Pflanzen die Monatsmittel feststellte, so daß man verschiedenartige Pflanzen in dieser Hinsicht miteinander vergleichen könnte.

Es mögen nun ferner auch die größten und kleinsten beobachteten Einzelwerte zusammengestellt sein.

Buxus:

18. Dez. 08 μ 0,09 = 100 Monatsmittel (Dezember) μ 0,17 = 100
15. Juli 09 μ 0,33 = 366 „ (Juli) μ 0,28 = 165

Die Schwankung zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Einzelwert ist mehr als doppelt so groß als zwischen maximalem und minimalem Monatsmittel, was auf Rechnung individueller Verschiedenheiten zu setzen ist.

Tilia:

26. Sept. 08. μ 0,12 = 100 Mittel (24. Sept. bis 2. Okt.) μ 0,21 = 100
5. Juli 09. μ 0,40 = 333 Mittel (2. bis 17. Juli) μ 0,34 = 162

Auffallend ist, daß die Schwankung zwischen größtem und kleinstem Einzelwert und zwischen größtem und kleinstem Mittelwert annähernd die gleiche ist bei der Linde wie bei *Buxus*. Die gleiche Schwankung der Einzelwerte kann Zufall sein, während die gleiche Schwankung der Mittelwerte, wo der Zufall doch mehr oder weniger eliminiert ist, eine bestimmte Ursache haben haben muß. Aus den obigen Angaben ist zu ersehen, daß während die Linde eine bestimmte Permeabilitätsschwankung in etwa drei Monaten zurücklegt, *Buxus* dazu etwa sechs Monate nötig hat. Das könnte vielleicht daher kommen, daß die Linde an und für sich leichter oder schneller reagiert als *Buxus*. Ob damit aber ein Unterschied zwischen sommer- und immergrünen Gewächsen besteht, ist auf Grund der vorliegenden Angaben natürlich nicht zu entscheiden.

3. Biologische Bedeutung der Permeabilitätsänderung.

Zum Schlusse erhebt sich die Frage, ob die Permeabilitätsänderung in den assimilierenden Zellen des Laubblattes für das Leben der Pflanzen irgend welche Bedeutung besitzt. Es wird dabei unwillkürlich der Gedanke an Beziehungen zur Ableitung der Assimilate auftauchen.

Die Pflanze assimiliert innerhalb gewisser Grenzen um so stärker, je größer die Lichtstärke ist. Je energischer aber die Assimilation vor sich geht, desto mehr Assimilate müssen abgeleitet

werden, und einer der Faktoren, die dabei in Betracht kommen, ist die Durchlässigkeit der Plasmahaut. Je größer sie ist, d. h. je geringer der Widerstand ist, den sie dem Durchtritt gelöster Stoffe entgegensetzt, um so schneller kann die Ableitung vor sich gehen. Es ist deshalb für die Pflanze von Vorteil, wenn die Permeabilität in den assimilierenden Zellen in höherer Lichtintensität größer ist als in schwächerer. Es wird dadurch bei lebhafter Assimilation eine zu starke Ansammlung der Assimilate im Palisaden- und Schwammparenchym verhindert, wodurch die assimilatorische Tätigkeit gehemmt würde, so daß die Pflanze die für die Assimilation günstige hohe Lichtintensität nur ungenügend ausnutzen könnte. Die Erhöhung der Permeabilität in höheren Lichtintensitäten ist für die Pflanze von großem Vorteil, weil dadurch erst eine ökonomischere Ausnutzung des starken Lichtes für die Assimilation möglich ist.

Gegen diese Auffassung ließe sich einwenden, daß die Permeabilitätsänderung für NaCl festgestellt wurde, während das abzuleitende Assimilationsprodukt Glukose ist, von der wir ja noch gar nicht wissen, ob sie auch permeiert. Aus diesem Grunde stellte ich einige Versuche an, deren Ergebnis war, daß Palisaden- und Schwammparenchymzellen für Glukose ebenfalls permeabel sind, und daß diese Permeabilität ebenfalls wie die des NaCl sich nach der Lichtintensität richtet.

Versuch 50 (*Tilia cordata*).

Datum	Temp. im Freien	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol Glukose	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ
19. Juli 5^{35} nm. Sonne	25,5	20,75	1,087	0,937	0,862	0,138
20. „ 5^{00} „ „	22	20	1,087	0,825	0,758	0,242

Glukose permeiert also auch, allerdings langsamer als Kochsalz. Eine Bestimmung der Permeabilität für NaCl am 19. Juli, 2,35 Min. ergab $\mu = 0{,}35$, was gegenüber dem am gleichen Tage für Glukose erhaltenen Wert $\mu = 0{,}14$ so stark abweicht, daß dafür kaum bloß individuelle Verschiedenheiten der beiden Blätter verantwortlich gemacht werden können.

Aus Versuch 51 geht hervor, daß nach Verdunkelung die Permeabilität abnimmt, nicht nur für NaCl sondern auch für Glukose. Wir dürfen deshalb annehmen, daß, wenn die Permeabilität für NaCl erhöht wird, sie damit auch für Glukose höher geworden ist, und daß bei Herabsetzung der Permeabilität für NaCl auch die Permeabilität für Glukose geringer geworden ist.

Versuch 51 (*Tilia cordata*).

Experimentelle Behandlung	Datum	Temperatur im Freien	Temperatur der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol. Glukose	Plasmolyt. Grenzkonz. Mol. Sacchar.	i'	μ
	20. Juli						
1. Blatthälfte:	4^{00} nm. Sonne	26	20	1,125	0,937	0,832	0,186 = 100
2. Blatthälfte, mit Stanniol umwickelt, untersucht:	6^{00} „ „	23	21	1,050	0,975	0,928	0,072 = 43
	22. Juli						
1. Blatthälfte:	4^{10} nm. Sonne	27	20,5	1,200	1,050	0,875	0,125 = 100
2. Blatthälfte, mit Stanniol umwickelt, untersucht:	6^{05} „ „	24	21	1,237	1,125	0,909	0,091 = 73

Es sind deshalb die obenstehend gemachten Annahmen über die Bedeutung der Permeabilitätsänderung für die Assimilation, die auf Grund der Veränderung der Permeabilität gegen NaCl gewonnen wurden, völlig berechtigt.

Im Sommer ist die Assimilation im allgemeinen größer als im Frühling oder Herbst, oder bei immergrünen Gewächsen im Winter. Für die Pflanze kann es deshalb nur vorteilhaft sein, wenn die Permeabilität im Sommer an und für sich höher ist als im Frühling, Herbst oder Winter, wie wir das für *Buxus* und *Tilia* festgestellt haben.

Ebenso ist die Stimmungsänderung von großer Bedeutung für den ungestörten Gang der Assimilation. Wäre die Stimmung nicht veränderlich, so würde die Zelle in der maximalen Lichtintensität der Sommertage, wo die Assimilation am stärksten ist und deshalb an die Ableitung die größten Anforderungen gestellt werden, mit immer geringerer Erhöhung und schließlich sogar mit Abnahme der Permeabilität reagieren. Dadurch würde die Ableitung und der ungestörte Fortgang der Assimilation gehemmt, so daß die Pflanze die Lichtintensität gar nicht voll ausnutzen könnte.

In der Nacht, wo der in der Zelle deponierte Überschuß abgeleitet wird, sinkt die Permeabilität. Man könnte denken, daß das für die Pflanze ein Nachteil wäre. Dem ist aber nicht so, denn während der Nacht werden an das Ableitungsvermögen geringere Anforderungen gestellt als am Tage, da ja nur die Stärke, der Überschuß der Tagesassimilation, fortzuschaffen ist. Ein Blick

auf die Tabelle S. 244 zeigt, daß trotz Abnahme der Permeabilität die Stärke morgens um 3 Uhr schon zum großen Teil und morgens 6 Uhr ganz abgeleitet war. Da also die Stärkeableitung trotz der nächtlichen Permeabilitätsabnahme ungehindert vor sich gehen kann und bis zum Morgen beendet ist, so wäre es für die Pflanze völlig unnötig, wenn sie die Permeabilität nachts auf der gleichen Höhe erhielte wie am Tage. Stellen wir uns vor, daß die Pflanze um so mehr Energie ausgeben muß, auf je größerer Höhe sie die Permeabilität erhalten muß, so stellt die nächtliche Abnahme der Permeabilität für die Pflanze eine Energieersparnis dar.

Allgemein läßt sich die Bedeutung der Permeabilitätsänderung für die Pflanze dahin beurteilen, daß sie, wie die Stärkebildung, ein rasches Entfernen der löslichen Assimilate bewirkt und dadurch den ungestörten Fortgang der Assimilation, also eine möglichst ökonomische Ausnützung des Lichtes gestattet.

Wir können sagen, daß die Änderung der Permeabilität in den assimilierenden Zellen des Laubblattes, in ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität und der Stimmung, eine Einrichtung darstellt, die für die Pflanze von großem Nutzen ist.

Aber auch zu anderen in der Pflanze sich abspielenden Prozessen könnte die Permeabilitätsänderung in Beziehung stehen. Es ist ja bekannt, daß die Transpiration im Lichte größer ist als im Dunkeln (vergl. Pfeffer V, Bd. I und Burgerstein). Die Ursachen dieser Erscheinung dürften sein: Umsetzung von Licht in Wärme, Änderung der Weite der Spaltöffnungen usw. Mit in Frage kommen könnte aber auch die im Lichte höhere Permeabilität der Plasmahaut. Das Protoplasma bietet ja dem Durchtritt des Wassers einen gewissen Filtrationswiderstand. Je geringer dieser Widerstand ist, desto leichter kann der Zelle Wasser entzogen werden und es müßte deshalb im Lichte die Transpiration größer sein, weil die Permeabiltät des Plasmas größer ist. Das setzt natürlich voraus, daß die Permeabilitätserhöhung im Licht, die wir für NaCl feststellten, auch für Wasser als solches gilt. Besondere Versuche hierüber habe ich nicht angestellt, doch möchte ich darauf aufmerksam machen, daß van Rysselberghe in seinen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Permeabilität von der Temperatur feststellte, daß bei zunehmender Temperatur eine gleiche Permeabilitätserhöhung eintrat für in Wasser gelöste Stoffe wie für Wasser allein. Ferner möchte ich noch auf die Untersuchungen von Bonnier und Mangin hinweisen, die bei Pilzen (*Polyporus*

versicolor, Agaricus campestris, Trametes suaveolens) die Transpiration im Lichte höher fanden als im Dunkeln, aber nur wenn sie lebend waren. Tote Pilze hatten im Licht wie im Dunkeln, bei sonst gleichen äußeren Bedingungen, gleiche Transpiration. Für diesen Unterschied kann man wohl kaum etwas anderes verantwortlich machen als das Protoplasma und darf wohl schließen, daß seine Permeabilität für H_2O im Lichte größer war, als im Dunkeln.

Anhang. Versuchsprotokolle.

Versuche 14—17 und 25—43. Die übrigen Versuche im Text.

Versuch 14.

a)

Entfernung von der Lampe: **10 cm.**

Zweig abgeschn. 25. Febr. 09, 9^{50} vm. Etwas Sonne — 8,5° C. Beginn d. Beleucht. 9^{55} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkelraum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
25. Febr. 9^{50} vm.		17	1	1,080	1,312	1,21	0,289	0,287 = 100
11^{35} „	22	17,3	2	0,992	1,200	1,21	0,289	
2^{25} nm.	22	17,75	3	0,948	1,162	1,22	0,283	
26. Febr. 9^{25} vm.	22	17	1	0,948	1,200	1,26	0,259	0,239 = 86,75
11^{10} „	21,75	17	2	0,948	1,237	1,30	0,236	
2^{40} nm.		17,5	3	0,904	1,200	1,32	0,224	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: Alle 3 —.

b)

Entfernung von der Lampe: **35 cm.**

Zweig abgeschn. 25. Febr. 09, 9^{30} vm. Etwas trübe — 9,5° C. Beginn d. Beleucht. 9^{35} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkelraum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
25. Febr. 9^{35} vm.		16,5	1	1,080	1,275	1,18	0,306	0,298 = 100
10^{50} „	19	17	2	1,036	1,200	1,16	0,318	
1^{40} nm.	18,75	17,5	3	0,992	1,237	1,24	0,271	
26. Febr. 8^{20} vm.	18,75	17	1	0,948	1,162	1,22	0,283	0,284 = 95,30
11^{25} „	19	17,25	2	0,904	1,050	1,16	0,318	
1^{05} nm.	19	17,25	3	0,882	1,125	1,27	0,253	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: 2 —, 1 0.

(Die 2 Zweige in a. und b. wurden der gleichen Seite des Strauches entnommen.)

Versuch 15.

a)

Entfernung von der Lampe: **35 cm.**

Zweig abgeschn. 16. Febr. 09, 9^{50} vm. Schnee, trübe, 0^{0} C. Beginn der Beleucht. 9^{55} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkelraum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
16. Febr. 9^{55} vm.		17,3	1	0,904	1,237	1,36	0,200	0,200 =
11^{45} „	21,25	17,75	2	0,904	1,237	1,36	0,200	100
2^{40} nm.	21	18,5	3	0,904	1,237	1,36	0,200	
17. Febr. 9^{15} vm.	21	17,25	1	0,904	1,200	1,31	0,230	0,189 =
11^{20} „	21	18	2	0,882	1,200	1,36	0,200	94,5
6^{05} nm.	20,5	19,5	3	0,816	1,200	1,47	0,136	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: 1 —, 1 0, 1 +.

b)

Entfernung von der Lampe: **50 cm.**

Zweig abgeschn. 16. Febr. 09, 8^{50} vm. Schnee, trübe, 0^{0} C. Beginn der Beleucht. 8^{55} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkelraum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
16. Febr. 8^{50} vm.		17,3	1	0,904	1,237	1,36	0,200	0,220 =
10^{55} „	21	17,5	2	0,904	1,200	1,32	0,224	100
1^{45} nm.	20,3	18,5	3	0,948	1,237	1,30	0,236	
17. Febr. 8^{20} vm.	21	17	1	0,992	1,237	1,24	0,271	0,250 =
10^{10} „	20,5	18	2	0,948	1,237	1,30	0,236	113,63
5^{10} nm.	20,25		3	0,926	1,200	1,29	0,242	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: alle 3 +.

(Die Zweige in a) und b) wurden der gleichen Seite des Strauches entnommen.)

Versuch 16.

a)

Entfernung von der Lampe: **50 cm.**

Zweig abgeschn. 18. Febr. 09, 9^{20} vm., hell, Sonne, — 5^{0} C. Beginn der Beleucht. 9^{30} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkelraum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
18. Febr. 9^{20} vm.		17	1	0,948	1,350	1,42	0,165	0,204 =
11^{15} „	20	17,5	2	0,948	1,237	1,30	0,236	100
2^{35} nm.	20,5	18,5	3	0,948	1,275	1,34	0,212	
19. Febr. 8^{20} vm.	20	18,25	1	0,904	1,162	1,28	0,247	0,257 =
10^{15} „	20,5	18,25	2	0,926	1,162	1,25	0,265	125,98
1^{45} nm.	20,5	19	3	0,860	1,087	1,26	0,259	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: alle 3 +.

b)

Entfernung von der Lampe: **60 cm.**

Zweig abgeschn. 18. Febr. 09, 10^{20} vm., hell, Sonne, —1° C. Beginn der Beleucht. 10^{25} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkel-raum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
18. Febr. 10^{20} vm.		17	1	0,948	1,312	1,38	0,189	0,220 = 100
12^{00} „	20	17,75	2	0,992	1,237	1,24	0,271	
3^{20} nm.	20,5	18,5	3	0,904	1,237	1,36	0,200	
19. Febr. 9^{20} vm.	20,5	18,25	1	0,904	1,162	1,28	0,247	0,259 = 117,72
11^{15} „	20,5	18,5	2	0,904	1,125	1,24	0,271	
2^{35} nm.	20,5	19	3	0,860	1,087	1,26	0,259	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: 2 +, 1 0.
(Die Zweige in a) u. b) stammten von der gleich. Seite des Strauches wie die in Versuch 15 a) u. b).)

Versuch 17.

a)

Entfernung von der Lampe: **60 cm.**

Zweig abgeschn. 22. Febr. 09, 9^{00} vm., Nebel — 3° C. Beginn der Beleucht. 9^{05} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkel-raum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
22. Febr. 9^{00} vm.		16	1	1,014	1,350	1,33	0,218	0,226 = 100
11^{05} „	20	17	2	1,036	1,350	1,30	0,236	
1^{45} nm.	20	18	3	0,992	1,312	1,32	0,224	
23. Febr. 8^{30} vm.	19	17,5	1	1,036	1,275	1,23	0,277	0,257 = 113,71
10^{30} „	19	18	2	0,948	1,200	1,26	0,259	
1^{45} nm.	19,5	18	3	0,860	1,125	1,30	0,236	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: alle 3 +.

b)

Entfernung von der Lampe: **90 cm.**

Zweig abgeschn. 22. Febr. 9, 10^{00} vm., Nebel — 2° C. Beginn der Beleucht 10^{15} vm.

Datum	Temperatur		Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
	Dunkel-raum	der Lösung		Mol NaCl	Mol Sacchar.			
22. Febr. 10^{15} vm.		17	1	1,036	1,350	1,30	0,236	0,226 = 100
11^{50} „	19,5	17,5	2	1,036	1,350	1,30	0,236	
2^{40} nm.	20	18	3	0,948	1,275	1,34	0,212	
23. Febr. 9^{30} vm.	19	17,5	1	0,904	1,200	1,32	0,224	0,226 = 100
11^{20} „	19,25	18	2	0,860	1,162	1,35	0,206	
2^{35} nm.	19,3	18	3	0,904	1,162	1,28	0,247	

(Die 3 Blätter standen am Zweig nebeneinander.) — Reaktion der einzeln. Blätter: 2 +, 1 —.
(Die 2 Zweige in a) u. b) stammten von der gleich. Seite des Strauches wie die in Versuch 15 u. 16.)

Versuch 25.

Entfernung von der Lampe: **50 cm.**

Zweig abgeschn. 18. Jan. 09, 9^{15} vm., hell, Sonne, 0° C. Beginn der Beleucht. 10^{00} vm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
18. Jan. 9^{15} vm.		16	1	0,816	1,162	1,42	0,165	
1^{45} nm.	20,5	18	1	0,816	1,087	1,33	0,218	0,191 =
4^{45} „	20,5	18	2	0,816	1,125	1,37	0,194	100
5^{55} „	20,25	18	3	0,838	1,162	1,38	0,189	
19. Jan. 9^{10} vm.	20	17,5	2	0,838	1,125	1,34	0,212	
10^{35} „	21	18	3	0,860	1,162	1,35	0,206	0,240 =
5^{00} nm.	21	18	4	0,860	1,050	1,22	0,283	125,65
6^{15} „	21	19	5	0,860	1,087	1,26	0,259	
20. Jan. 9^{35} vm.	20,5	18	4	0,860	1,050	1,22	0,283	
11^{05} „	20,5	18	5	0,794	1,012	1,27	0,251	0,242 =
5^{25} nm.	21,5	18	6	0,816	1,087	1,33	0,218	126,70
6^{25} „	21	18,5	7	0,816	1,087	1,33	0,218	
21. Jan. 8^{35} vm.	20,5	17,5	6	0,794	1,087	1,37	0,194	
10^{30} „	21	17,75	7	0,794	1,050	1,32	0,224	0,209 =
2^{30} nm.	21	18	8	0,772	1,050	1,36	0,200	109,42
5^{25} „	19,5	19	9	0,816	1,087	1,33	0,218	
22. Jan. 10^{05} vm.	22	18	8	0,772	1,087	1,40	0,177	
11^{10} „	21,6	18	9	0,816	1,087	1,33	0,218	0,198 =
6^{10} nm.	22	19,5	10	0,772	1,050	1,36	0,200	103,66
23. Jan. 8^{55} vm.	22	18	10	0,794	1,125	1,41	0,171	0,185 =
10^{40} „	22	17,75	11	0,772	1,050	1,36	0,200	96,85

Versuch 26.

Entfernung von der Lampe: **10 cm.**

Zweig abgeschn. 1. Febr. 09, 2^{20} nm., trübe, 1° C. Beginn der Beleucht. 2^{25} nm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
1. Febr. 3^{20} nm.	22,3	16,5	1	0,992	1,237	1,24	0,271	
4^{50} „	22	17	2	1,058	1,350	1,27	0,253	0,261 =
5^{50} „	22,75	17,25	3	1,036	1,312	1,26	0,259	100
2. Febr. 8^{35} vm.	22	17	1	1,036	1,312	1,26	0,259	
9^{55} „	22	17	2	0,948	1,275	1,34	0,212	0,219 =
11^{35} „	22	17	4	0,948	1,237	1,30	0,234	83,9
2^{10} nm.	22	17	5	0,904	1,275	1,41	0,171	

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
3. Febr. 8^{35} vm.	22	16,5	4	0,948	1,350	1,42	0,165	0,179 =
10^{10} "	22,25	16,5	5	0,970	1,350	1,39	0,183	68,58
11^{10} "	22,25	16,75	6	0,948	1,312	1,38	0,189	
4. Febr. 8^{30} vm.	22	17	6	0,970	1,312	1,35	0,206	
10^{55} "	22	17,25	7	0,948	1,162	1,22	0,283	0,238 =
2^{05} nm.	22,5	18	8	0,926	1,237	1,33	0,218	91,18
3^{20} "	22,5	18	9	0,904	1,162	1,28	0,247	
5. Febr. 9^{30} vm.	21,75	18,25	7	0,948	1,125	1,18	0,306	
11^{10} "	22	18	8	0,992	1,312	1,32	0,224	0,249 =
1^{45} nm.	22	18	9	0,970	1,275	1,31	0,230	95,46
4^{30} "	22,25	18,25	10	0,948	1,237	1,30	0,236	
6. Febr. 8^{20} vm.	22,25	18	10	0,948	1,275	1,34	0,212	0,198 =
10^{10} "	22,5	18,3	11	0,970	1,350	1,39	0,183	75,86
11^{05} "	22,5	18,5	12	0,992	1,350	1,36	0,200	

Versuch 27.

Entfernung von der Lampe: **35 cm.**

Zweig abgeschn. 8. Febr. 09, 8^{45} vm., hell, — 4 ° C. Beginn der Beleuchtung 9^{00} vm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol. NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
8. Febr. 8^{45} vm.		17	1	0,926	1,237	1,33	0,218	
1^{30} nm.	19,5	19	1	0,904	1,162	1,28	0,247	0,219 =
2^{20} "	19,75	19	2	0,860	1,162	1,35	0,206	100
5^{00} "	19,5	18,3	3	0,860	1,162	1,35	0,206	
9. Febr. 8^{20} vm.	19	17	2	0,860	1,125	1,30	0,236	
10^{40} "	19	17	3	0,816	1,125	1,37	0,194	0,201 =
1^{35} nm.	20,5	17	4	0,838	1,125	1,34	0,212	91,78
2^{30} "	19,5	17,6	5	0,816	1,162	1,42	0,165	
10. Febr. 8^{20} vm.	21,5	18	4	0,816	1,125	1,37	0,194	
11^{00} "	20,3	18	5	0,772	1,087	1,40	0,177	0,187 =
11^{50} "	20	18	6	0,772	1,087	1,40	0,177	85,39
5^{20} nm.	20,3	18	7	0,772	1,050	1,36	0,200	
11. Febr. 8^{25} vm.	20	18	6	0,772	1,050	1,36	0,200	
9^{55} "	19,75	18	7	0,816	1,087	1,33	0,218	0,198 =
11^{00} "	20	18	8	0,750	1,050	1,40	0,177	90,41
5^{40} nm.	20,5	18,5	9	0,772	1,050	1,36	0,200	
12. Febr. 8^{30} vm.	19,25	17,35	8	0,794	1,050	1,32	0,224	0,202 =
10^{05} "	19	18	9	0,772	1,050	1,36	0,200	92,23
11^{05} "	19,25	17,5	10	0,727	1,012	1,39	0,183	

Versuch 28.

Völlige Verdunkelung. Beginn 6. Jan. 09, 9^{00} vorm.
Zweig abgeschnitten 6. Jan. 09, 8^{45} vorm. Sonnig, — 6° C.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacchar.	i'	μ	Tagesmittel von μ
6. Jan. 8^{45} vm.		17	1	0,926	1,200	1,28	0,247	
11^{00} „	20	19	1	0,882	1,200	1,36	0,200	0,219 =
12^{00}	19	18	2	0,860	1,125	1,30	0,236	100
6^{50} nm.	19	18,25	2	0,816	1,125	1,37	0,194	
7. Jan. 9^{25} vm.	20	16	3	0,750	1,050	1,40	0,177	
2^{00} nm.	20	17	3	0,750	1,050	1,40	0,177	0,176 =
4^{40} „	20	17	4	0,794	1,087	1,37	0,194	80,36
6^{05} „	20	17,75	5	0,705	1,012	1,43	0,159	
8. Jan. 8^{55} vm.	20,5	17,5	4	0,705	1,050	1,49	0,124	
11^{05} „	21	17,75	5	0,705	1,050	1,49	0,124	0,125 =
1^{40} nm.	21	17,75	6	0,727	1,087	1,49	0,124	57,07
5^{05} „	20,5	18,5	7	0,683	1,012	1,48	0,130	
9. Jan. 8^{50} vm.	20	17,5	6	0,705	1,050	1,49	0,124	
9^{50} „	19	17,5	7	0,683	1,012	1,48	0,130	0,143 =
11^{10} „	20	18	8	0,705	1,012	1,43	0,159	65,29
2^{00} nm.	20	17,5	9	0,705	1,012	1,43	0,159	
10. Jan.								
11. Jan. 10^{45} vm.	19	16,5	8	0,727	1,050	1,44	0,153	
11^{50} „	19	16,5	9	0,705	1,012	1,43	0,159	0,150 =
3^{00} nm.	18,5	17	10	0,705	1,050	1,49	0,124	68,49
4^{50} „	18,25	17,25	11	0,683	0,975	1,42	0,165	
12. Jan. 8^{40} vm.	19,5	18,3	10	0,727	1,050	1,44	0,153	
10^{50} „	19	18	11	0,705	0,975	1,38	0,200	0,159 =
1^{50} nm.	20	18	12	0,705	1,050	1,49	0,124	72,60
4^{20} „	20	18	13	0,705	1,012	1,43	0,159	
13. Jan. 9^{05} vm.	20	18	12	0,727	1,050	1,44	0,153	
10^{40} „	19,5	18	13	0,727	1,012	1,39	0,183	0,175 =
5^{10} nm.	19	18	14	0,727	1,012	1,39	0,183	79,90
6^{20} „	19	18,5	15	0,727	1,012	1,39	0,183	
14. Jan. 8^{55} vm.	19	18	14	0,750	1,050	1,40	0,177	
11^{15} „	19,5	18	15	0,727	1,050	1,44	0,153	0,163 =
1^{50} nm.	19,5	18	16	0,683	0,975	1,42	0,165	74,42
3^{30} „	19	18	17	0,705	1,012	1,43	0,159	
15. Jan. 8^{35} vm.	20,5	18,5	16	0,683	1,012	1,48	0,130	
10^{45} „	20	18	17	0,705	1,012	1,43	0,159	0,152 =
1^{50} nm.	19,75	18	18	0,705	0,975	1,38	0,189	69,40
5^{05} „	19	17,5	19	0,683	1,012	1,48	0,130	
16. Jan 10^{00} vm.	19	18	20	0,705	1,050	1,49	0,124	

Der Zweig wurde nun in 50 cm Entfernung von der elektrischen Lampe von 32 Kerzen aufgestellt 3 Std. lang:

Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Mol NaCl	Mol Sacchar.	i'	μ
20,5	18	20	0,705	0,975	1,38	0,189

Zunahme: 0,065 = 54 %.

Die Blattzellen ließen am Schlusse des Versuches keine Schädigung erkennen, auch äußerlich sahen die Blätter noch gleich aus wie anfangs.

Versuch 29.

Entfernung v. d. Lampe: 20 cm. Relative Intensität: $\frac{1}{4}$.

a) Belichtungsdauer 10 Min.

Datum		Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
				Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
3. Feb.	9^{04} vm.	22,5	20	0,727	1,050	1,444	0,151	
	9^{14} „			0,727	1,050	1,444		0,151
3. Feb.	9^{50} vm.			0,750	1,050	1,400	0,177	
	10^{00} „	23	20	0,750	1,050	1,400		0,177
3. Feb.	10^{29} vm.			0,772	1,087	1,408	0,172	
	10^{39} „	23	20	0,750	1,050	1,400		0,177
3. Feb.	11^{05} vm.		20	0,772	1,087	1,408	0,172	
	11^{15} „			0,772	1,087	1,408		0,172
3. Feb.	1^{35} nm.	23	20,5	0,772	1,087	1,408	0,172	
	1^{45} „			0,772	1,087	1,408		0,172
3. Feb.	$2^{11,5}$ nm.			0,772	1,087	1,408	0,172	
	$2^{21,5}$ „	23	20,5	0,772	1,087	1,408		0,172

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,169 = 100
Ende: 0,170 = 100,59

Änderung der Permeabilität . . . . + 0,5 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . 5 0, 1 +.

b) Belichtungsdauer 12 Min.

Datum		Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
				Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
1. Feb.	2^{40} nm.	22	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
	2^{52} „			0,727	1,012	1,392		0,182
1. Feb.	3^{24} nm.			0,727	1,012	1,392	0,182	
	3^{36} „	22	18	0,727	1,012	1,392		0,182
1. Feb.	4^{09} nm.		18,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
	4^{21} „		18,5	0,727	1,012	1,392		0,182
2. Feb.	9^{09} vm.	23	19,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
	9^{21} „			0,750	1,050	1,400		0,177
2. Feb.	10^{15} vm.			0,750	1,012	1,341	0,207	
	10^{27} „	22,5	18	0,727	0,975	1,341		0,212
2. Feb.	10^{56} vm.	22,5	19,5	0,772	1,087	1,408	0,172	
	11^{08} „			0,750	1,012	1,349		0,207

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,183 = 100
Ende: 0,190 = 103,82

Änderung der Permeabilität . . . . . + 4 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . . 4 0, 2 +.

c) Belichtungsdauer 30 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
21. Dez. 11^{24} vm.	21,5		0,750	0,975	1,300	0,236	
11^{54} „	21,5		0,772	0,975	1,262		0,258
23. Dez. 9^{40} vm.		20	0,750	1,050	1,400	0,177	
10^{10} „	22,25	20,5	0,727	0,975	1,341		0,212
23. Dez. 10^{35} vm.	22,5	20	0,816	1,087	1,332	0,217	
11^{05} „	22,5	20	0,794	1,050	1,319		0,224
23. Dez. 11^{33} vm.	23	20	0,750	1,050	1,400	0,177	
12^{03} „	23	20	0,794	1,050	1,319		0,224
4. Jan. 8^{44} vm.		19,5	0,705	0,937	1,329	0,219	
9^{14} „	19	19	0,683	0,900	1,317		0,226
4. Jan. 9^{44} vm.	20	19	0,683	0,975	1,427	0,161	
10^{14} „	20	19	0,683	0,975	1,427		0,161

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,197 = 100
Ende: 0,217 = 110

Änderung der Permeabilität . . . . + 10 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 5 +, 1 0.

d) Belichtungsdauer 1 Std. 28 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
21. Dez. 8^{40} vm.		18	0,772	1,012	1,310	0,230	
10^{08} „	20,5	18,5	0,772	1,012	1,310		0,230
21. Dez. 9^{15} vm.	19,5	18,5	0,750	1,012	1,349	0,207	
10^{43} „	20,5	19	0,750	1,012	1,349		0,207
21. Dez. 12^{00} m.	21	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
1^{28} nm.	21,5	19	0,727	1,012	1,392		0,182
21. Dez. 2^{00} nm.	21,3	19	0,750	1,050	1,400	0,177	
3^{28} „	21		0,750	1,050	1,400		0,177
22. Dez. 9^{00} vm.	20	19,5	0,727	0,975	1,341	0,212	
10^{28} „	21,5	19,5	0,727	0,975	1,341		0,212
22. Dez. 9^{30} vm.	21,5	19,5	0,750	0,975	1,300	0,236	
10^{58} „	21,5	19,5	0,750	0,975	1,300		0,236

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,207
Ende: 0,207

Änderung der Permeabilität . . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 6 0.

Versuch 30.

Entfernung v. d. Lampe: 30 cm. Relative Intensität: $\frac{1}{9}$.

a) Belichtungsdauer 12 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
18. Jan. 4^{45} nm.	23	19	0,750	1,012	1,349	0,207	
4^{57} „		19	0,727	0,975	1,341		0,212
19. Jan. 9^{17} vm.	21	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
9^{29} „			0,727	1,012	1,392		0,182
19. Jan. 10^{22} vm.	22	18,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
10^{34} „			0,727	1,012	1,392		0,182
19. Jan. 11^{05} vm.	22	18,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{17} „			0,727	1,012	1,392		0,182
20. Jan. 10^{04} vm.		18,3	0,683	0,937	1,371	0,194	
10^{16} „	22	18,5	0,683	0,937	1,371		0,194
20. Jan. 10^{44} vm.	22	18,5	0,683	0,937	1,371	0,194	
10^{56} „			0,683	0,937	1,371		0,194

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,189 = 100

Ende: 0,191 = 101,05

Änderung der Permeabilität . . . . + 1 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . 2 +, 4 0.

b) Belichtungsdauer 15 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
15. Jan. 3^{15} nm.			0,772	1,012	1,310	0,230	
3^{30} „	21	19	0,772	1,012	1,310		0,230
18. Jan. 10^{09} vm.			0,705	1,012	1,435	0,156	
10^{24} „	22	18,5	0,727	1,012	1,392		0,182
18. Jan. 10^{55} vm.	22,5	18,5	0,727	1,050	1,444	0,151	
11^{10} „		19	0,727	1,050	1,444		0,151
18. Jan. 11^{37} vm.	22,5	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{52} „		19	0,727	1,012	1,392		0,182
18. Jan. 1^{35} nm.	23	19	0,727	0,937	1,288	0,243	
1^{50} „		19	0,727	0,937	1,288		0,243
18. Jan. 2^{21} nm.	23	19	0,705	0,937	1,329	0,219	
2^{36} „		19	0,750	0,975	1,300		0,236

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,196 = 100

Ende: 0,204 = 104,08

Änderung der Permeabilität . . . . + 4 %

Reaktion der einzelnen Blätter . . . 4 0, 2 +.

c) Belichtungsdauer 1 Std. $7^1/_2$ Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
4. Jan. 11^{13} vm.		19,5	0,727	0,975	1,341	0,212	
$12^{20,5}$ nm.	20	20	0,683	0,937	1,371		0,194
4. Jan. 1^{37} nm.	21	20	0,727	0,975	1,341	0,212	
$2^{44,5}$ "	21	20	0,727	0,975	1,341		0,212
4. Jan. 2^{06} nm.	21	20	0,750	1,050	1,400	0,177	
3^{13} "	21	20,5	0,750	0,975	1,300		0,236
4. Jan. 3^{41} nm.	21	20,5	0,750	1,012	1,349	0,207	
$4^{48.5}$ "	21	20,5	0,705	0,975	1,382		0,187
4. Jan. 4^{05} nm.	21	20,75	0,772	1,012	1,310	0,230	
5^{12} "	21,5	20,5	0,794	1,087	1,369		0,195
4. Jan. 8^{44} nm.		18	0,794	1,050	1,322	0,223	
9^{52} "	21	18	0,794	1,050	1,322		0,223

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,210 = 100
Ende: 0,207

Änderung der Permeabilität . . . . — 1,5 % = 98,57

Reaktion der einzelnen Blätter . . . 3 —, 1 +, 2 0.

d) Belichtungsdauer 3 Std. 18 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
5. Jan. 11^{17} vm.	21,75	19	0,772	1,050	1,360	0,200	
2^{35} nm.	21,30	18,5	0,772	1,050	1,360		0,200
5. Jan. 11^{47} vm.	22	19	0,772	1,012	1,310	0,230	
3^{05} nm.	21,5	18,75	0,750	1,050	1,400		0,177
5. Jan. 12^{04} vm.	21,5	19	0,772	1,012	1,310	0,230	
3^{32} nm.	21,5	19	0,727	1,012	1,392		0,182
5. Jan. 1^{30} nm.	21	18,5	0,772	1,050	1,360	0,200	
4^{48} "	21,5	19	0,772	1,050	1,360		0,200
5. Jan. 1^{56} nm.	21	18,3	0,727	1,050	1,444	0,151	
5^{14} "	21,5	18,5	0,750	1,050	1,400		0,177
6. Jan. 10^{30} vm.		18	0,727	1,050	1,444	0,151	
1^{48} nm.		18,5	0,750	1,012	1,349		0,207

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,193 = 100
Ende: 0,190

Änderung der Permeabilität . . . . — 1,5 % = 98,44

Reaktion der einzelnen Blätter . . . 2 —, 2 +, 2 0.

Versuch 31.

Entfernung von der Lampe: 50 cm. Relative Intensität $\frac{1}{25}$.

a) Beleuchtungsdauer 15 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
12. Jan. 9^{45} vm.		18	0,705	0,975	1,382	0,187	
10^{00} „	21	18	0,705	0,975	1,382		0,187
12. Jan. 10^{30} vm.	21	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
10^{45} „			0,727	1,012	1,392		0,182
12. Jan. 11^{15} vm.	21	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{30} „		18	0,727	1,012	1,392		0,182
13. Jan. 10^{15} vm.		18,5	0,727	1,050	1,444	0,151	
10^{30} „	21,3	19	0,727	1,050	1,444		0,151
13. Jan. 11^{00} vm.	21,75	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{15} „		19	0,727	1,012	1,392		0,182
13. Jan. 11^{45} vm.	21,5	18,5	0,727	1,050	1,444	0,151	
12^{00} „			0,727	1,050	1,444		0,151

Mittelwert der Permeabilität (μ) Anfang: 0,172 Ende: 0,172

Änderung der Permeabilität . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 6 0.

b) Beleuchtungsdauer 20 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
13. Jan. 2^{30} nm.	21,75	18,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
2^{50} „			0,750	1,050	1,400		0,177
13. Jan. 3^{30} nm.		18,5	0,750	1,012	1,349	0,207	
3^{50} „	21,75	18,5	0,750	1,012	1,349		0,207
14. Jan. 9^{00} vm.			0,727	1,012	1,392	0,182	
9^{20} „	21	18	0,727	1,012	1,392		0,182
14. Jan. 1^{35} nm.	21,5		0,727	1,012	1,392	0,182	
1^{55} „	21	18,75	0,727	1,012	1,392		0,182
14. Jan. 2^{17} nm.	21,5	18,3	0,727	1,012	1,392	0,182	
2^{37} „			0,727	1,012	1,392		0,182
14. Jan. 3^{44} nm.	21,5	19	0,750	1,012	1,349	0,207	
4^{04} „		18,5	0,750	1,012	1,349		0,207

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,189 Ende: 0,189

Änderung der Permeabilität . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 6 0.

c) Beleuchtungsdauer 22 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
11. Jan. 9^{00} vm.		18	0,750	1,050	1,400	0,177	
9^{22} „	20,5	18,3	0,750	1,050	1,400		0,177
11. Jan. 9^{59} vm.	20,5	18	0,772	1,050	1,360	0,200	
10^{21} „	20,5	18	0,750	1,012	1,349		0,207
11. Jan. 10^{48} vm.	21	18	0,705	0,975	1,382	0,187	
11^{10} „	21	18	0,705	0,975	1,382		0,187
11. Jan. 11^{40} vm.	21	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
12^{02} „	21		0,750	1,012	1,349		0,207
11. Jan. 1^{34} nm.	21	18,5	0,750	1,012	1,349	0,207	
1^{56} „	21	18,5	0,750	1,012	1,349		0,207
11. Jan. 2^{24} nm.	21	18	0,727	1,050	1,444	0,151	
2^{46} „	21	18	0,727	1,050	1,444		0,151

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,183 = 100
Ende: 0,189
Änderung der Permeabilität . . . . + 3 % = 103,22
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 2 +, 4 0.

d) Beleuchtungsdauer 30 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
8. Jan. 8^{50} vm.		19	0,772	1,050	1,360	0,200	
9^{20} „	21	19	0,772	1,050	1,360		0,200
8. Jan 9^{52} vm.	21	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
10^{22} „	21	19	0,750	1,012	1,349		0,207
8. Jan. 10^{52} vm.	21	19	0,750	0,975	1,300	0,306	
11^{22} „	21	19	0,750	0,975	1,300		0,306
8. Jan. 11^{50} vm.	21	19	0,772	1,050	1,360	0,200	
12^{20} nm.	21	19	0,772	1,050	1,360		0,200
8. Jan. 1^{29} nm.	21,5	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
1^{59} „	21	19	0,727	0,975	1,341		0,212
8. Jan. 2^{27} nm.	21	19	0,727	0,975	1,341	0,212	
2^{57} „	20	20	0,727	0,975	1,341		0,212

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,213 = 100
Ende: 0,222
Änderung der Permeabilität . . . . + 4 % = 104,22
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 2 +, 4 0.

e) Beleuchtungsdauer 3 Std. $7^1/_2$ Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
6. Jan. 11^{11} vm.		18	0,727	0,937	1,288	0,243	
2^{18} nm.	20,5	18,3	0,727	0,937	1,288		0,243
6. Jan. 11^{44} vm.	20,5	18,5	0,750	1,050	1,400	0,177	
$2^{51,5}$ nm.	20,5	18,5	0,750	1,012	1,349		0,207
7. Jan. 8^{50} vm.		19	0,772	1,050	1,360	0,200	
$11^{57,5}$ "	21		0,816	1,087	1,332		0,217
7. Jan. 10^{53} vm.	21,5	19	0,772	1,050	1,360	0,200	
2^{00} nm.	21	19	0,794	1,012	1,270		0,253
7. Jan. 11^{21} vm.	21	19	0,750	1,012	1,349	0,207	
2^{28} nm.	21	19	0,750	0,975	1,300		0,236
7. Jan. 1^{25} nm.	21,3	19	0,750	0,937	1,249	0,266	
4^{32} "		20	0,750	0,937	1,249		0,266

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,215 = 100
Ende: 0,237 = 110,23

Änderung der Permeabilität . . . . + 10 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 4 +, 2 0.

Versuch 32.

Entfernung von der Lampe: 70 cm. Relative Intensität $\frac{1}{49}$.

a) Belichtungszeit 22 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
22. Jan. 1^{35} nm.	21,5	18	0,750	1,012	1,349	0,207	
1^{57} "			0,750	1,012	1,349		0,207
22. Jan. 2^{21} nm.	21,2	18	0,683	0,937	1,371	0,194	
2^{43} "	21,5		0,683	0,937	1,371		0,194
22. Jan. 3^{07} nm.	21	18	0,683	0,937	1,371	0,194	
3^{29} "			0,683	0,937	1,371		0,194
22. Jan. 3^{52} nm.	20,5	18	0,705	0,975	1,382	0,187	
4^{14} "			0,705	0,975	1,382		0,187
24. Jan. 10^{32} vm.	20	18	0,727	0,937	1,288	0,243	
10^{54} "	20		0,727	0,937	1,288		0,243
24. Jan. $11^{17,5}$ "	20	17,75	0,727	1,012	1,392	0,182	
$11^{39,5}$ "	20		0,727	1,012	1,392		0,182

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,201
Ende: 0,201

Änderung der Permeabilität . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 6 0.

b) Belichtungszeit 30 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
20. Jan. 11^{26} vm.			0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{56} „	21,5	19	0,683	0,937	1,371		0,194
20. Jan. 1^{28} „	21,5	19	0,683	0,937	1,371	0,194	
1^{58} „		19	0,683	0,937	1,371		0,194
21. Jan. 1^{40} m			0,683	0,937	1,371	0,194	
2^{10} „	19	18	0,683	0,937	1,371		0,194
21. Jan. 9^{07} vm.			0,727	1,012	1,392	0,182	
9^{39} „	20,5	18	0,727	1,012	1,392		0,182
21. Jan. 10^{05} „	20,5	18	0,750	1,012	1,349	0,207	
10^{35} „	20,5	18	0,750	1,012	1,349		0,207
21. Jan. 11^{03} „	20,5	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{33} „	20,5	18	0,727	1,012	1,392		0,182

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,190 = 100
Ende: 0,192
Änderung der Permeabilität . . . . + 1 % = 101,08
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . 5 0, 1 +.

c) Belichtungsdauer 1 Std.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
24. Jan. 1^{43} nm.	20,5	18	0,683	0,937	1,371	0,194	
2^{44} „	21	18	0,727	0,975	1,341		0,212
25. Jan. 9^{00} vm.	21,5	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
10^{00} „	21,5	18,3	0,727	1,012	1,392		0,182
25. Jan. 9^{27} „	21	18	0,727	1,012	1,392	0,182	
10^{27} „	21	18	0,705	0,937	1,329		0,219
25. Jan. 10^{54} „	21	18,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{50} „	21,3	18,75	0,705	0,975	1,382		0,187
25. Jan. 11^{19} „	21,5	18,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
12^{15} nm.	21,5	18,75	0,727	0,975	1,341		0,212
25. Jan. 1^{45} „	21,5	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
2^{45} „	21,5	19	0,727	1,012	1,392		0,182

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,184 = 100
Ende: 0,199
Änderung der Permeabilität: . . . . + 8 % = 108,15
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . 4 +, 2 0.

Versuch 33.

Entfernung v. d. Lampe: 100 cm. Relative Intensität: $\frac{1}{100}$.

a) Belichtungszeit 50 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
28. Jan. 10^{14} vm.	21	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{04} „	21,5	19,5	0,727	1,012	1,392		0,182
28. Jan. 10^{35} „	21,5	19,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{25} „	21,5	19,5	0,727	1,012	1,392		0,182
28. Jan. 1^{39} nm.	21,5	19,5	0,727	1,012	1,392	0,182	
2^{29} „	21,5	20	0,705	0,975	1,382		0,187
28. Jan. 2^{54} „	21,5	20	0,727	0,937	1,288	0,243	
3^{44} „	21,5	20	0,727	0,937	1,288		0,243
29. Jan. 9^{04} vm.		18	0,772	1,087	1,408	0,172	
9^{54} „	21,5	18	0,772	1,087	1,408		0,172
29. Jan. 9^{26} „	21,5	18	0,794	1,125	1,416	0,168	
10^{16} „	21,5	18,5	0,794	1,125	1,416		0,168

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,188 = 100
Ende: 0,189 = 100,53

Änderung der Permeabilität . . . . + 0,5 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 1 +, 5 0.

b) Belichtungsdauer 60 Min.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
			Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
25. Jan. 2^{11} nm.			0,727	1,050	1,444	0,151	
3^{11} „	21,5	19	0,727	1,050	1,444		0,151
25. Jan. 3^{36} „	21,5	19	0,750	1,050	1,400	0,177	
4^{36} „	21,5	19	0,727	1,012	1,392		0,182
26. Jan. 10^{00} vm.	21,5	18,5	0,705	0,975	1,382	0,187	
11^{00} „	21,5	18,5	0,705	0,975	1,382		0,187
26. Jan. 10^{26} „	21,5	18,5	0,705	0,975	1,382	0,187	
11^{26} „	20	18	0,705	0,937	1,329		0,219
27. Jan. 10^{07} „	21	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{07} „	21	19	0,727	1,012	1,392		0,182
27. Jan. 10^{32} „	21	19	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{32} „	21	19	0,727	1,012	1,392		0,182

Mittlere Permeabilität (μ) Anfang: 0,177 = 100
Ende: 0,184 = 103,95

Änderung der Permeabilität . . . . + 4 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 2 +, 4 0.

Versuch 34.

Objekt: *Buxus*. Entfernung v. d. Lampe: 10 cm.

a) Narkose mit Äther.

Datum	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
	Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
22. Feb. 10^{37} vm.	0,772	1,050	1,360	0,200	
10^{59} "	0,772	1,050	1.360		0,200
22. Feb. $1^{37.5}$ nm.	0,772	1,087	1,408	0,172	
$1^{59.5}$ "	0,772	1,087	1,408		0,172
22. Feb. 2^{25} nm.	0,772	1,050	1,360	0,200	
2^{47} "	0,772	1,050	1,360		0,200
24. Feb. $9^{00.5}$ vm.	0,772	1,012	1,310	0,230	
$9^{22.5}$ "	0,772	1,012	1,310		0,230
24. Feb. 9^{56} vm.	0,772	1,012	1,310	0,230	
10^{18} "	0,772	1,012	1,310		0,230
24. Feb. 10^{42} vm.	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{06} "	0,727	1,012	1,392		0,182

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,202
Ende: 0,202

Änderung der Permeabilität . . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . . alle 6 0.

b) Nach Erholung von der Äthernarkose.

Die in a verwendeten Zweige wurden über Nacht in Luft (verdunkelt) stehen gelassen und am folgenden Tag zur Untersuchung verwendet. Versuchsanordnung wie in a.

Datum	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
	Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
23. Feb. 10^{24} vm.	0,683	1,012	1,481	0,129	
10^{46} "	0,683	0,975	1,427		0,161
23. Feb. 11^{10} vm.	0,772	1,050	1,360	0,200	
11^{32} "	0,727	0,937	1,288		0,243
23. Feb. 11^{58} vm.	0,750	1,050	1,400	0,177	
12^{20} nm	0,705	0,937	1,329		0,219
25. Feb. 8^{56} vm.	0,727	1,012	1,392	0,182	
9^{18} "	0,727	1,012	1,392		0,182
25. Feb. $9^{42.5}$ vm.	0,683	1,012	1,482	0,129	
$10^{04.5}$ "	0,727	1,050	1,444		0,151
25. Feb. $10^{30.5}$ vm.	0,727	1,012	1,392	0,182	
$10^{52.5}$ "	0,750	1,012	1,349		0,207

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,166 = 100
Ende: 0,194 = 116,86

Änderung der Permeabilität (μ) . . . 17 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . 5 +, 1 0.

Versuch 35.

Objekt: *Buxus*. Entfernung v. d. Lampe: 10 cm.

Narkose mit Chloroform.

Datum	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
	Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
21. Feb. 11^{30} vm.	0,727	1,012	1,392	0,182	
11^{52} „	0,727	1,012	1,392		0,182
21. Feb. 1^{44} nm.	0,727	1,012	1,392	0,182	
2^{06} „	0,727	1,012	1,392		0,182
21. Feb. $2^{31,5}$ nm.	0,750	1,012	1,349	0,207	
$2^{53,5}$ „	0,750	1,012	1,349		0,207
21. Feb. 3^{18} nm.	0,727	1,012	1,392	0,182	
3^{40} „	0,727	1,012	1,392		0,182
22. Feb. 8^{48} vm.	0,750	1,050	1,400	0,177	
9^{10} „	0,750	1,050	1,400		0,177
22. Feb. 9^{38} vm.	0,794	1,125	1,416	0,168	
10^{00} „	0,794	1,125	1,416		0,168

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,183
Ende: 0,183

Änderung der Permeabilität . . . . 0 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . alle 6 0.

Versuch 36.

Objekt: *Buxus*. Entfernung v. d. Lampe: 10 cm.

Narkose mit Amylalkohol.

Datum	Plasmolyt. Grenzkonz.		i'	μ	
	Mol NaCl	Mol Sacch.		Anfang	Ende
24. Feb. $11^{29,5}$ vm.	0,727	1,012	1,392	0,182	
$11^{51,5}$ „	0,683	0,937	1,372		0,193
24. Feb. 1^{51} nm.	0,705	0,975	1,382	0,187	
2^{13} „	0,683	0,937	1,372		0,193
24. Feb. $2^{36,5}$ nm.	0,705	0,975	1,382	0,187	
$2^{58,5}$ „	0,727	0,975	1,341		0,212
24. Feb. $3^{46,5}$ nm.	0,772	1,012	1,310	0,230	
$4^{08,5}$ „	0,772	0,975	1,262		0,258

Mittelwerte der Permeabilität (μ) Anfang: 0,196 = 100
Ende: 0,214 = 109,18

Änderung der Permeabilität . . . . + 9 %
Reaktion der einzelnen Blätter . . . alle 4 +.

Versuch 37.

Entfernung von der Lampe: 10 cm.

a) 15. März 09.

Zweig abgeschnitten 9^{00} vorm. Trübe, Schnee, — 1° C.
Beginn der Belichtung 9^{05} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
15. März 9^{05} vm.		17	1	0,970	1,125	1,15	0,323	0,315 = 100
12^{00}	22,5	18	2	0,948	1,125	1,18	0,306	
2^{30} nm.	23,5	18,5	3	0,904	1,050	1,16	0,318	
16. März 8^{45} vm.	22,6	17,5	1	0,904	1,087	1,20	0,294	0,276 = 87,61
10^{25} „	22,5	18	2	0,860	1,012	1,18	0,306	
1^{45} nm.	23	18	3	0,772	1,012	1,31	0,230	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 —, 1 0.

b) 30. März 09.

Zweig abgeschnitten 9^{30} vorm. Trübe, 10° C.
Beginn der Beleuchtung 9^{35} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
30. März 9^{35} vm.		18,25	1	0,772	1,012	1,31	0,230	0,226 = 100
11^{10} „	25	18,25	2	0,816	1,087	1,33	0,218	
2^{30} nm.	25,5	18	3	0,772	1,012	1,31	0,230	
31. März 9^{30} vm.	25	17,5	1	0,816	0,975	1,19	0,300	0,280 = 123,89
11^{20} „	26	18	2	0,816	1,050	1,28	0,247	
2^{30} nm.	26,5	19	3	0,750	0,900	1,20	0,294	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 +.

c) 26. April 09.

Zweig abgeschnitten 26. April, 8^{40} vorm. Regen, 12° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{35} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
26. April 8^{45} vm.		18	1	0,727	0,937	1,28	0,247	0,249 = 100
9^{45} „	21	18	2	0,772	1,012	1,31	0,230	
10^{30} „	21,75	18	3	0,816	1,012	1,24	0,271	
27. April 8^{35} vm.	22,5	17,5	1	0,727	0,862	1,18	0,306	0,278 = 111,64
9^{30} „	22,5	18	2	0,705	0,862	1,22	0,283	
10^{40} „		18	3	0,727	0,937	1,28	0,247	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 +, 1 —.

d) 5. Mai 09.

Zweig abgeschnitten 8^{30} vorm. Trübe, 9° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{35} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
5. Mai 8^{35} vm.		17	1	0,772	1,012	1,31	0,230	0,208 = 100
9^{50} „		17	2	0,816	1,087	1,33	0,218	
10^{40} „	21	17	3	0,772	1,087	1,40	0,177	
6. Mai 8^{35} vm.	21,5	17,5	1	0,683	1,012	1,49	0,124	0,178 = 85,57
10^{00} „	21	18	2	0,727	0,937	1,28	0,247	
11^{00} „		18	3	0,683	0,975	1,42	0,165	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 —, 1 +.

Versuch 38.

Entfernung von der Lampe: 20 cm.

a) 30. April 09.

Zweig abgeschnitten 8^{40} vorm., trübe, regnerisch, 9° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{45} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
30. April 8^{45} vm.		16	1	0,727	0,937	1,28	0,247	0,208 = 100
9^{35} „	18,75	15,5	2	0,772	1,050	1,36	0,200	
10^{30} „	18,75	15,75	3	0,772	1,087	1,40	0,177	
31. April 9^{55} vm.	18,75	15	1	0,772	0,937	1,21	0,289	0,200 = 96,14
10^{40} „	18,75	15	2	0,727	1,012	1,39	0,183	
10^{25} „	18,75	15	3	0,683	1,012	1,48	0,130	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 —, 1 +.

b) 10. Mai 09.

Zweig abgeschnitten 9^{00} vorm., Sonne, 13° C.
Beginn der Beleuchtung 9^{05} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
10. Mai 9^{05} vm.		15,5	1	0,727	0,975	1,34	0,212	0,227 = 100
10^{05} „	18,5	15,5	2	0,794	1,012	1,27	0,253	
10^{55} „	18,5	16	3	0,816	1,087	1,33	0,218	
11. Mai 8^{40} vm.	19,5		1	0,639	0,937	1,46	0,142	0,145 = 63,87
10^{05} „		16	2	0,683	0,975	1,42	0,165	
10^{55} „	19	16,5	3	0,683	1,012	1,48	0,130	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

Versuch 39.

Entfernung von der Lampe: 35 cm.

a) 15. März 09.

Zweig abgeschnitten 10^{00} vorm., Schnee, trübe, 3° C.
Beginn der Beleuchtung 10^{00} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
15. März 10^{00} vm.		17,3	1	0,948	1,162	1,22	0,283	0,274 = 100
1^{40} nm.	20	18	2	0,904	1,162	1,28	0,247	
3^{20} „	20	18,5	3	0,904	1,087	1,20	0,294	
16. März 10^{35} vm.	20	18	1	0,904	1,162	1,28	0,247	0,255 = 93,06
11^{20} „	20	18	2	0,838	1,050	1,25	0,265	
2^{40} nm.	20	18	3	0,794	1,012	1,27	0,253	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 —, 1 +.

b) 25. März 09.

Zweig abgeschnitten 9^{40} vorm. Trübe, Regen, 8° C.
Beginn der Beleuchtung 9^{40} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
25. März 9^{40} vm.		17,75	1	0,772	1,012	1,31	0,230	0,223 = 100
11^{20} „	20,5	18	2	0,727	0,937	1,28	0,247	
2^{30} nm.	21	18	3	0,683	0,937	1,37	0,194	
26. März 9^{15} vm.	20,75	17	1	0,683	0,900	1,31	0,230	0,239 = 107,17
10^{30} „	20,75	17	2	0,683	0,862	1,26	0,259	
2^{36} nm.	20,75	17	3	0,683	0,900	1,31	0,230	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 +, 1 0.

c. 30. März 09.

Zweig abgeschnitten 8^{40} vm. Trübe, 9,5° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{45} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
30. März 8^{45} vm.		18,25	1	0,772	1,012	1,31	0,230	0,224 = 100
10^{25} „	21	18,25	2	0,772	1,012	1,31	0,230	
1^{40} nm.	21	18	3	0,750	1,012	1,34	0,212	
31. März 8^{30} vm.	20,75	17	1	0,727	0,937	1,28	0,247	0,247 = 110,26
10^{25} „	21	18	2	0,727	0,937	1,28	0,247	
1^{40} nm.	21,5	19	3	0,727	0,937	1,28	0,247	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 +.

d) 28. April 09.

Zweig abgeschnitten 8^{10} vorm. Regen, 9° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{15} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
28. April 8^{15} vm.		16	1	0,683	0,862	1,26	0,259	0,243 = 100
10^{00} "	17,5	16,75	2	0,683	0,862	1,26	0,259	
1^{55} nm.	19	18,25	3	0,639	0,862	1,34	0,212	
29. April 8^{50} vm.	17,5	16	1	0,639	0,862	1,34	0,212	0,218 = 89,70
10^{25} "	17,5	17	2	0,683	0,975	1,42	0,165	
2^{20} nm.	18	18,25	3	0,639	0,787	1,23	0,277	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 —, 1 +.

e) 22. Juli 09.

Zweig abgeschnitten 8^{50} vorm. Sonne, 20° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{55} vm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
22. Juli 8^{55} vm.		19	1	0,705	0,900	1,27	0,253	0,231 = 100
10^{20} "	21	19	2	0,727	1,012	1,39	0,183	
2^{00} nm.	22,25	20	3	0,862	0,862	1,26	0,259	
23. Juli 8^{15} vm.		20	1	0,705	1,050	1,48	0,130	0,212 = 91,77
9^{40} "	22	20	2	0,683	0,937	1,37	0,194	
11^{05} "	22,5	20	3	0,705	0,825	1,17	0,312	

Reaktion der einzelnen Blätter 1 —, 2 +.

Versuch 40.

Entfernung von der Lampe: 40 cm.
Zweig abgeschnitten 25. März, 8^{40} vorm., trübe, 7° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{40} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
25. März 8^{40} vm.		17,5	1	0,794	1,050	1,32	0,224	0,218 = 100
10^{30} "	20	18	2	0,727	0,937	1,28	0,247	
1^{40} nm.	20,5	18	3	0,727	1,012	1,39	0,183	
26. März 8^{15} vm.		17,5	1	0,683	0,937	1,37	0,194	0,196 = 89,90
10^{05} "	20,5	17	2	0,683	0,937	1,37	0,194	
1^{40} nm.	20,5	17	3	0,661	0,900	1,36	0,200	

Reaktion der einzelnen Blätter 2 —, 1 +.

Versuch 41.

Entfernung von der Lampe: 50 cm.

a) 17. März 09.

Zweig abgeschnitten 8^{40} vm., trübe, 0 ° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{45} vm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
17. März 8^{45} vm.		17,5	1	0,992	1,125	1,13	0,336	0,308 = 100
10^{40} „	19	18	2	1,014	1,200	1,18	0,306	
1^{45} nm.	19,5	18	3	0,948	1,162	1,22	0,283	
18. März 8^{25} vm.	19,5	17,6	1	0,948	1,087	1,14	0,330	0,322 = 104,53
10^{15} „	19,6	17,5	2	0,904	1,050	1,16	0,318	
1^{40} nm.	20	18,3	3	0,904	1,050	1,16	0,318	

Reaktion der einzelnen Blätter: 2 +, 1 —.

b) 23. März 09.

Zweig abgeschnitten 8^{30} vm., trübe, 5,5 ° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{35}.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
23. März 9^{35} vm.		17,5	1	0,860	1,087	1,26	0,259	0,251 = 100
1^{25} nm.	21	18	2	0,860	1,125	1,32	0,224	
2^{25} „	21	18	3	0,816	1,012	1,24	0,271	
24. März 9^{15} vm.	21,25	17,5	1	0,727	1,012	1,39	0,183	0,214 = 85,25
11^{00} „	21,25	17,5	2	0,727	0,937	1,28	0,247	
2^{30} nm.	21,25	18	3	0,727	0,975	1,34	0,212	

Reaktion der einzelnen Blätter: 2 —, 1 +.

c) 1. April 09.

Zweig abgeschnitten 8^{40} vm., Regen, 10 ° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{45}.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
1. April 8^{45} vm.		18	1	0,794	1,050	1,32	0,224	0,186 = 100
10^{25} „	20,5	18,5	2	0,838	1,200	1,43	0,159	
2^{05} nm.	20,75	18,5	3	0,772	1,087	1,40	0,177	
2. April 8^{20} vm.	20	16	1	0,727	1,050	1,44	0,153	0,133 = 71,50
9^{55} „	20		2	0,727	1,087	1,49	0,124	
1^{50} nm.	20	18,25	3	0,727	1,087	1,49	0,124	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

d) 28. April 09.

Zweig abgeschnitten 9[10] vm., regnerisch, trübe, 10 ° C.
Beginn der Beleuchtung 9[10] vm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
28. April 9[10] vm.		16,5	1	0,661	0,862	1,30	0,236	0,235 = 100
10[45] „	17	17	2	0,683	0,862	1,26	0,259	
2[35] nm.	18,25		3	0,639	0,862	1,34	0,212	
29. April 9[35] vm.	17	16,5	1	0,617	0,862	1,39	0,183	0,188 = 80,0
11[35] „	17,5	17,5	2	0,573	0,825	1,43	0,159	
3[40] nm.	17,5	18,26	3	0,595	0,787	1,32	0,224	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

e) 12. Mai 09.

Zweig abgeschnitten 8[40] vm., Sonne, 12 ° C.
Beginn der Beleuchtung 8[45] vm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
12. Mai 8[45] vm.		16	1	0,794	1,050	1,32	0,224	0,202 = 100
9[55] „	18		2	0,772	1,012	1,31	0,230	
11[45] „	18	17	3	0,750	1,087	1,44	0,153	
13. Mai 8[20] vm.	18,5	17,5	1	0,727	1,050	1,44	0,153	0,168 = 83;16
9[20] „	18,5	17	2	0,683	0,937	1,37	0,194	
10[10] „	18,5	17	3	0,705	1,012	1,43	0,159	

Reaktion der einzelnen Blätter: 2 —, 1 +.

f) 22. Juli 09.

Zweig abgeschnitten 9[40] vm, Sonne, 23 ° C.
Beginn der Beleuchtung 9[40] vm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz.		i'	μ	Tagesmittel von μ
				Mol NaCl	Mol Sacch.			
22. Juli 9[40] vm.		19,25	1	0,661	0,862	1,30	0,236	0,220 = 100
11[20] „	21	19,5	2	0,727	0,975	1,34	0,212	
2[40] „	21	20	3	0,639	0,862	1,34	0,212	
23. Juli 9[00] vm.		20	1	0,661	0,975	1,47	0,136	0,175 = 78,78
10[25] „	21,5	20	2	0,639	0,900	1,40	0,177	
11[45] „	21,5	20	3	0,639	0,862	1,34	0,212	

Reaktion der einzelnen Blätter: 2 —, 1 0.

Versuch 42.

Entfernung von der Lampe: 90 cm.
Zweig abgeschnitten 1. April, 9^{40} vorm. Regen, 9,5° C.
Beginn der Beleuchtung 9^{40} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
1. April 9^{40} vm.		18,25	1	0,772	1,012	1,31	0,230	0,184 = 100
11^{25} "	20	18	2	0,772	1,125	1,45	0,147	
2^{55} nm.	20,5	18,25	3	0,772	1,087	1,40	0,177	
2. April 9^{05} vm.	19	16,75	1	0,683	1,012	1,48	0,130	0,118 = 64,13
10^{45} "	19,5	17	2	0,727	1,125	1,54	0,094	
2^{45} nm.	19	18,25	3	0,683	1,012	1,48	0,130	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

Versuch 43.

Entfernung von der Lampe: ∞ = völlige Verdunkelung.

a) 19. März 09.

Zweig abgeschnitten 8^{50} vorm. Trübe, 5° C.
Beginn der Beleuchtung 8^{50} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
19. März 10^{05} vm.			1	0,948	1,162	1,22	0,283	0,284 = 100
11^{00} "	18,5	17	2	0,992	1,162	1,17	0,312	
1^{40} nm.	18,5	17,5	3	0,948	1,200	1,26	0,259	
20. März 8^{50} vm.	18,25	17,3	1	0,816	1,087	1,33	0,218	0,225 = 79,22
10^{50} "	18,5	18	2	0,816	1,050	1,28	0,247	
2^{05} nm.	18,5	19	3	0,838	1,125	1,34	0,212	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

b) 3. Mai 09.

Zweig abgeschnitten 9^{10} vorm. Sonne, 7° C.
Beginn der Verdunkelung 9^{15} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
3. Mai 9^{15} vm.		14	1	0,860	1,012	1,17	0,312	0,306 = 100
10^{10} "	16	14	2	0,860	1,012	1,17	0,312	
11^{00} "	16	15	3	0,838	1,012	1,20	0,294	
4. Mai 8^{20} vm.	16	16	1	0,705	0,975	1,38	0,189	0,159 = 51,96
9^{15} "	16	16,5	2	0,639	0,900	1,40	0,177	
10^{05} "	16	16,5	3	0,595	0,900	1,51	0,112	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

c) 18. Mai 09.

Zweig abgeschnitten 8^{40} vorm., etwas Sonne, 14° C.
Beginn der Verdunkelung 8^{45} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
18. Mai 8^{45} vm.		16	1	0,727	0,937	1,28	0,247	0,225 = 100
9^{45} „	16,5	16	2	0,772	1,050	1,30	0,200	
10^{30} „	16	16	3	0,772	1,012	1,31	0,230	
19. Mai 8^{30} vm.	15	16	1	0,661	0,937	1,41	0,171	0,157 = 69,77
9^{20} „	15	16	2	0,661	0,937	1,41	0,171	
10^{20} „	15	16	3	0,683	1,012	1,48	0,130	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

d) 6. Juli 09.

Zweig abgeschnitten 8^{30} vorm., trübe, 17° C.
Beginn der Verdunkelung 8^{35} vorm.

Datum	Temp. im Dunkelzimmer	Temp. der Lösung	Nr. des Blattes	Plasm. Grenzkonz. Mol NaCl	Plasm. Grenzkonz. Mol Sacch.	i'	μ	Tagesmittel von μ
6. Juli 8^{35} vm.		18	1	0,926	1,125	1,17	0,312	0,284 = 100
9^{30} „	17	18	2	0,904	1,162	1,28	0,247	
10^{25} „	17,75	18,25	3	0,838	1,012	1,20	0,294	
7. Juli 8^{35} vm.	16,5	17,5	1	0,816	1,162	1,42	0,165	0,147 = 51,76
9^{25} „	16,75	17,5	2	0,750	1,050	1,40	0,177	
10^{15} „	16,75	17,75	3	0,683	1,050	1,53	0,100	

Reaktion der einzelnen Blätter: alle 3 —.

Monatsmittel der Permeabilität. *Buxus sempervirens rotundifolia.*

Datum	μ	Datum	μ	Datum	μ	Mittel
3. November	0,24	20. November	0,22	25. November	0,20	
4. „	0,24		0,18		0,20	
5. „	0,21	21. „	0,19		0,17	
	0,21		0,22	26. „	0,20	
10. „	0,17		0,19		0,15	
11. „	0,30	23. „	0,18	27. „	0,22	
16. „	0,32		0,21		**0,14**	Mittel: μ 0,21
	0,34[1]		0,18	28. „	0,16	
18. „	0,30		0,18		0,24	
	0,29	24. „	0,15		0,21	
19. „	0,26		0,15	30. „	0,16	
	0,25		0,17		0,21	
20. „	0,22		0,15		0,18	
	0,20	25. „	0,14		0,16	

1) Maximum und Minimum fett.

Datum	μ	Datum	μ	Datum	μ	Mittel
1. Dezember	0,13	4. Dezember	0,20	8. Dezember	0,18	Mittel: μ 0,17
	0,19		0,18	9. „	0,16	
	0,20		0,18		**0,21**	
	0,16		0,18		0,19	
2. „	0,20	5. „	0,19		0,19	
	0,16		0,16	14. „	0,19	
	0,17		0,18	15. „	0,16	
	0,16	7. „	0,16	18. „	0,11	
3. „	0,18		0,16		**0,09**	
	0,16		0,18	19. „	0,11	
	0,19	8. „	0,16			
	0,20		0,16			
6. Januar	**0,25**	18. Januar	**0,16**	26. Januar	0,20	Mittel: μ 0,20
1. Februar	**0,27**	18. Februar	**0,16**	25. Februar	0,31	Mittel: μ 0,23
8. „	0,22		0,19		0,29	
16. „	0,20	22. „	0,22			
	0,20		0,24			
15. März	0,32	19. März	0,28	25. März	0,22	Mittel: μ 0,26
	0,28		**0,22**		0,23	
17. „	**0,34**	23. „	0,28	30. „	0,23	
	0,29		0,26		0,23	
1. April	**0,22**	23. April	0,25	28. April	0,26	Mittel: μ 0,25
	0,23	26. „	**0,30**		0,24	
23. „	0,28		0,25	30. „	0,25	
3. Mai	0,31	12. Mai	0,22	18. Mai	0,25	Mittel: μ 0,26
5. „	0,23		**0,32**	21. „	0,32	
7. „	0,24	14. „	0,24	22. „	0,26	
10. „	**0,21**	15. „	0,25		0,25	
1. Juli	**0,33**	8. Juli	0,28	20. Juli	**0,18**	Mittel: μ 0,28
2. „	0,31	10. „	0,29		0,19	
3. „	0,31	15. „	0,33	21. „	0,25	
5. „	0,29		0,33		0,24	
6. „	0,31	16. „	0,30		0,31	
8. „	0,21	19. „	0,27			
20. Oktober	0,22	23. Oktober	0,27	27. Oktober	**0,26**	Mittel: μ 0,22
	0,25	25. „	0,25	28. „	0,18	
22. „	0,18		0,23		0,25	
	0,23	26. „	0,21	29. „	**0,13**	
	0,25	27. „	0,26		0,21	

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Änderung der Permeabilität unter dem Einfluß des Lichtes ist eine typische Reizreaktion. Im narkotisierten Zustand tritt keine Permeabilitätsänderung ein.

2. Nach längerer (24-stündiger) Belichtung ist in den hohen Intensitäten Permeabilitätsabnahme, in den mittleren Zunahme und in den tieferen wieder Abnahme eingetreten. Nach Verdunkelung nimmt die Permeabilität ebenfalls ab.

3. Auch in den hohen Intensitäten erhält man Permeabilitätszunahme, wenn man die Belichtungszeit entsprechend kurz wählt.

4. Auf jede Reaktion erfolgt eine Gegenreaktion. Bei dauernder Belichtung resp. Verdunkelung tritt aber nicht bloß eine Schwingung (Reaktion + Gegenreaktion) auf, sondern mehrere schwächer werdende Schwingungen.

5. Die Beziehungen zwischen Lichtintensität und Reaktionszeit werden durch die Formel $i(t-k) = i'(t'-k)$ zum Ausdruck gebracht, d. h. die Induktion ist proportional der Intensität und der Reaktionszeit minus der konstanten k. Die gleiche Formel gilt für die geotropische Reaktion und für die heliotropische Reaktion der am Orte vorbelichteten Keimlinge. Sie läßt sich theoretisch auffassen als die erweiterte Form des geo- und heliotropischen Präsentationszeitgesetzes $it = i't'$.

6. Das Licht wirkt bei der Permeabilitätsänderung in doppelter Art, reizend und stimmungsändernd.

Je höher die Lichtstimmung, desto geringer ist die Licht- und desto höher die Dunkelempfindlichkeit. Bei tiefer Lichtstimmung liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt.

7. Unter den natürlichen Vegetationsbedingungen folgt die Permeabilität den Beleuchtungsverhältnissen. An sonnigen Tagen ist sie höher als an trüben, am Tage höher als nachts.

8. Die Monatsmittel der Permeabilität (*Buxus*) nehmen vom Dezember bis zum Juli zu und von da an wieder ab.

9. Die biologische Bedeutung der Permeabilitätsänderung ist darin zu sehen, daß dadurch die Ableitung der Assimilate erleichtert wird.

Basel, Botanisches Institut, April 1910.

Literatur-Verzeichnis.

Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 57.

Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Recueil des travaux botaniques néerlandais, Vol. 5, 1909, S. 209.

Bonnier u. Mangin, Recherches sur la respiration et la transpiration des champignons. Ann. d. sc. natur., 6 sér., Vol. 17.

Brand, F., Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 21, 1903, S. 302.

Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.

Copeland, E. B., Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Dissert., Halle 1896.

Figdor, W., Experimentelle Studien über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Festschr. f. Wiesner, Wien 1908, S. 287.

Fischer, Alf., Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895, S. 8.

Fischer, Hugo, Die Verteilung zwischen zwei Lösungen als physiologisches Prinzip. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22, 1904, S. 484.

Fitting, H., (I) Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 83.

— (II) Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 177.

Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit (II. Mitteilung). Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien., math.-nat. Klasse, Bd. 118, Abt. 1, 1. Okt. 1909.

Hansteen, B., Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Flora 1904, Ergänzungsbd. S. 419.

Janse, J. M., (I) Plasmolytische Versuche an Algen. Bot. Centralbl., Bd. 32, 1887, S. 21.

— (II) Die Permeabilität des Protoplasmas. Versl. en Mededeel. d. koninkl. Akad. v. Wetensch. v. Amsterdam, afdeel. Natuurkunde, reeks III, deel IV, 1888, S. 332.

Kerstan, K., Über den Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 9, 1907, S. 163.

Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. aus d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 2, 1886—1888, S. 489.

Krabbe, G., Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896, S. 441.

Lepeschkin, W. W., (I) Über den Turgordruck der vakuolisierten Zellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908, S. 198.

— (II) Über die osmotischen Eigenschaften und den Turgordruck der Blattgelenkzellen der Leguminosen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908, S. 231.

— (III) Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen (vorläufige Mitteilung). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, Bd. 26a, S. 724.

— (IV) Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beihefte z. Bot. Centralbl., Bd. 26, Abt. I, S. 308.

Linsbauer, K. u. Vouk, O., Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 27, 1909, S. 151.

Linsbauer, Lud., Über photochemische Induktion bei der Anthocyanbildung. Wiesner-Festschrift, Wien 1908, S. 421.

Liro, J., Über die photochemische Chlorophyllbildung bei den Phanerogamen. Ann. acad. fennic. scient., Ser. A, Tom. I, No. 1, pag. 1, 1908.

Maillefer, A., Étude sur le géotropisme. Bull. soc. vaudoise d. sciences nat., 5. sér., Vol. 45, 1909, p. 277.

Mayenburg, O. H. v., Lösungskonzentration und Turgorregulation bei Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 381.

Meurer, R., Über die regulatorische Aufnahme anorganischer Stoffe durch die Wurzeln von *Beta vulgaris* und *Daucus Carota*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1909, S. 503.

Müller, N. J. C., Untersuchungen über die Krümmungen der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Bot. Untersuch., Bd. I, S. 57.

Nathansohn, A., (I) Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903, S. 260.

— (II) Über die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904, S. 606.

— (III) Weitere Mitteilungen über die Regulation der Stoffaufnahme. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904, S. 403.

— (IV) Die Bedeutung des Verteilungsprinzipes für die Vorgänge der Stoffaufnahme. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22, 1904, S. 556.

Nathansohn, A. u. Pringsheim, E., Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 137.

Oltmanns, Fr,, (I) Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, 1892, S. 183.

— (II) Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Ztg., 1895, Abt. I, S. 31.

— (III) Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, 1897, S. 1.

Pantanelli, E., Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904, S. 303.

Pekelharing, C. J., Onderzoekingen over de perzeptie van den zwaartekrachtprikkel door planten. Dissertat. Utrecht 1909.

Pfeffer, W., (I) Physiologische Untersuchungen; 2. Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten. Leipzig 1873.

— (II) Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

— (III) Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. aus d. bot. Inst. z. Tübingen, Bd. 2, 1886—1888, S. 179.

— (IV) Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhdlg. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., math.-nat. Klasse, Bd. 16, 1890, S. 185.

— (V) Pflanzenphysiologie I u. II. Leipzig 1897 u. 1904.

Pringsheim, E. jun., (I) Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beitr. z. Biolog. d. Pflz., Bd. 9, 1907, S. 263.

— (II) Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit (2. Mitteilung). Beitr. z. Biol. d. Pflz., Bd. 9, 1909, S. 415.

— (III) Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 89.

Puriewitsch, K., Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 1.

Rothert, W., Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904, S. 1.

Ruhland, W., (I) Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot.. Bd. XLVI, 1908, S. 1.

— (II) Die Bedeutung der Kolloidalnatur wässriger Farbstofflösungen für ihr Eindringen in lebende Zellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908, S. 772.

— (III) Zur Frage der Ionenpermeabilität. Zeitschr. f. Bot., Bd. 1, 1909, S. 747.

Rysselberghe, Fr. van, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Recueil de l'Institut botanique, Université de Bruxelles, Bd. 5, S. 207.

Rywosch, S., Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. Bot. Ztg., 1908, S. 121.

Schröder, H., Über die Einwirkung von Äthyläther auf die Zuwachsbewegung. Flora, Bd. 99, 1908, S. 156.

Seckt, H., Über den Einfluß der X-Strahlen auf den pflanzlichen Organismus. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20, 1902, S. 87.

Stange, B., Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. 50, 1892, S. 253.

Traube Mengarini, M. u. Scala, A., Über die chemische Durchlässigkeit lebender Algen und Protozoen für anorganische Salze und die spez. Wirkung letzterer. Biochem. Zeitschr., Bd. 17, 5/6, S. 443.

Tröndle, A., Permeabilitätsänderung und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen des Laubblattes (vorläuf. Mitteil.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 27, 1909, S. 71.

Tswett, M., Über die Verfärbung und Entleerung des absterbenden Laubes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908, S 88.

Vries, Hugo de, (I) Sur la perméabilité du protoplasme des betteraves rouges. Arch. néerland., Vol. 6, 1871.

— (II) Über die inneren Vorgänge bei den Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organismen. Bot. Ztg., Bd. 37, 1879.

— (III) Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIV, 1884, S. 427.

— (IV) Zur plasmolytischen Methodik. Bot. Zgt., 1884, S. 289.

— (V) Über den isotonischen Coëffizienten des Glyzerins. Bot. Ztg., 1888, S. 229.

— (VI) Über die Permeabilität der Protoplaste für Harnstoff. Bot. Ztg., 1889, S. 309.

Wächter, W., Untersuchungen über den Austritt von Zucker aus den Zellen der Speicherorgane von *Allium Cepa* und *Beta vulgaris*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI, 1905, S. 165.

Wieler, A., Plasmolytische Versuche mit unverletzten phanerogamen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 5, 1887, S. 375.

Wiesner, J., (I) Über die photometrische Bestimmung heliotropischer Konstanten. Bot. Centralbl., Bd. 69, 1897, Nr. 10.

— (II) Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen.

Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia Faba.

Von

Henrik Lundegård.

Mit Tafel VI—VIII und 5 Textfiguren.

Einleitung.

Gleichzeitig mit der fleißigen Arbeit an der Entschleierung der Geheimnisse in der morphologischen Struktur des Zellkerns, mit allen ihren Zahleneigentümlichkeiten, hat sich das Interesse der Zytologen mehrfach auch dem anscheinend einfacheren, strukturarmen Protoplasma zugewendet.

Wie jedermann weiß, hat man sich jedoch in der beschreibenden Zellkernlehre nicht einfach mit dem Aufzählen und Zeichnen von Tatsachen begnügt. Es sind vielmehr auf dem Boden des wirklich Beobachteten häufig kühne Gebäude theoretischer Annahmen und Anschauungen aufgebaut worden, die meistens auf sehr kleiner reeller Basis ruhen. Dies kann nun einmal auf der dem Menschen innewohnenden Neigung zum Phantasieren beruhen, zweitens auf der Schwierigkeit eines wissenschaftlichen Beobachtens in der Zytologie und drittens auf einer fehlerhaften Würdigung der Tatsachen.

Die Schwierigkeiten des Beobachtens liegen zum großen Teil darin, daß wir die Zellstrukturen selten lebend wahrnehmen können. Wir sind in den allermeisten Fällen gezwungen, uns mit totem und gefärbtem Material und der dadurch bedingten Unsicherheit in der einzelnen Beobachtung zu begnügen. Was aber betont werden muß, und dies taten die älteren Zytologen viel nachdrücklicher als die heutigen, ist, daß eine einzelstehende Beobachtung recht wenig bedeutet, besonders wenn sie nicht an lebendem

Material gemacht ist. Um ein wissenschaftlich verwertbares Beobachtungsmaterial zu bekommen, muß vergleichend verfahren werden, d. h. die „Fixierungsbilder“ der verschiedensten Konservierungsmittel müssen miteinander und mit dem wenigen, was im Leben zu entdecken ist, verglichen werden. Dies ist gar keine leichte Sache, wie jedermann weiß, der sich eingehender mit Zellstrukturen beschäftigt hat; und daher auch die zahlreichen unwichtigen und unsicheren Angaben in der Literatur.

Etwas was schon bei dem richtigen Beobachten und noch mehr bei der Verwertung der Ergebnisse eine sehr wichtige Rolle spielt, ist die rechte Würdigung der Tatsachen. Ich will in einigen Worten darzulegen versuchen, was ich damit meine.

Eine einfache Überlegung lehrt uns schon, daß am Organismus die Teile dem Ganzen nicht ähneln. Die Zeit ist lange dahin, in welcher man glaubte, die Zelle (Embryonalzelle) sei ein Miniaturbild des ausgebildeten Organismus. Ebensowenig Recht hat man, anzunehmen, daß die einzelne Zelle aus gleichwertigen, zellenähnlichen „Einheiten“ aufgebaut ist. Physiologische und chemische Befunde sprechen für die Annahme, daß die morphologisch differenten Teile der Zelle auch chemisch verschieden sind. Es ist hier nicht der Ort, auf eine Kritik der vielen, mehr oder weniger morphologisch ausgedachten „Vererbungstheorien“ einzugehen, die annehmen, daß die Zelle aus morphologisch charakterisierten, aber unsichtbaren, teilungsfähigen Einheiten aufgebaut ist (vergl. unten, S. 327). Ich will in diesem Zusammenhang nur ein paar Zeilen von Brücke (1861, S. 387) zitieren: „Wir erwarten natürlich nicht, daß sich (in der Struktur des Protoplasmas) die Organe und Systeme wiederholen werden . . . . .; wir wissen, daß dies selbst bei den niederen Tieren nicht der Fall ist, wir wissen, daß mit der Abnahme der Dimensionen sich die Natur die Mittel ändert, durch welche die Kräfte der anorganischen Welt den Organismen dienstbar gemacht werden.“

Die Untersuchungen vieler hervorragender Forscher, vor allem Berthold, Roux, J. Loeb u. a. haben gezeigt, daß viele Phänomene, die für die lebenden Wesen allein charakteristisch zu sein scheinen, aus den Gesetzen der anorganischen Natur verstanden werden können, daß die Elemente des Zellinhalts diesen Gesetzen ihre Entstehung und ihre Formveränderungen zu verdanken haben. Dieses zusammen mit Resultaten der neueren chemischen und physikalischen Forschung zeigt, daß die während der Ontogenese

der Zelle beobachteten Strukturumwandlungen und Zahlenverhältnisse vielleicht nicht an und für sich so merkwürdig und einzig dastehend sind, wie sie eine einseitig biologisch-morphologische Betrachtungsweise aufzufassen geneigt ist, zeigt, daß der Weg zu dem Ziel der biologischen Forschung, dem exakt naturwissenschaftlichen Verständnis der Lebenserscheinungen, ein breiter ist, ein Weg, welcher durch jede Gegend der Naturwissenschaft führen soll.

Besonders in der Zytologie, in die doch schließlich alle Probleme der Biologie auslaufen werden[1]), wird man eine rechte Würdigung der Tatsachen fordern. Wie wenig in Wirklichkeit häufig eine solche Forderung erfüllt ist, davon zeugen unter anderem die in diesem Aufsatz zu beleuchtenden Hypothesen.

Erster Teil. Zur Kritik zweier Vererbungshypothesen.

I.

Wir wissen nicht viel über die Funktionen der morphologischen Teile der Zelle.

Unter den Hypothesen über die Funktion des Kerns ist es eine, die zum größten Teil an rein morphologische Daten anknüpft, die allgemeineren Inhalts ist und daher in den Vordergrund tritt, die aber auch heute nebst derjenigen von der „Individualität der Chromosomen" recht viel umstritten ist. Ich meine die Hypothese von dem Kern als Träger der erblichen Anlagen der Zelle (des Individuums).

Diese Hypothese hat recht alte Ahnen. Es kann nicht meine Absicht sein, diese im Detail zu verfolgen; ich erinnere nur daran, daß die genannte Auffassung etwa gleichzeitig von O. Hertwig (1884/1885) und E. Strasburger (1884) ausgesprochen wurde, nachdem der Boden durch Untersuchungen von Born (1884), van Beneden (1883), Pflüger (1883), Roux (1884), Nußbaum (1884) u. a. und ihnen selbst vorbereitet worden war[2]). Seitdem hat sich die Hypothese auf vielen Seiten einer allgemeinen Anerkennung erfreuen können, und in der letzten Zeit sind es vor allem O. Hertwig und E. Strasburger, also die Begründer, die sie noch eifrig verteidigen.

---

1) Sofern man nicht unter Zellenlehre nur feinere Anatomie versteht, wie es einer der jüngeren amerikanischen Zellforscher tut!

2) Die ältere diesbezügliche Literatur ist in den zitierten Arbeiten O. Hertwigs und E. Strasburgers sowie bei Weismann (1885) zu finden.

Eine Hypothese wie diese von dem Kern (oder wie man auch sagt: von den Chromosomen) als alleinigem Träger der erblichen Anlagen muß natürlich, wenn sie aufrechterhalten werden soll, sehr überzeugend begründet sein.

Man hat die Hypothese als eine „Arbeitshypothese“ bezeichnet. Von den möglichen Hypothesen, die eine Gruppe von Tatsachen beleben, nimmt man immer die wahrscheinlichste, d. h. diejenige, die am befriedigendsten die doppelte Forderung erfüllt, die einzelnen Tatsachen miteinander zu verbinden und zugleich mit unserer übrigen Erfahrung im Einklang zu stehen. Mit einer Arbeitshypothese meint man wohl im allgemeinen eine Hypothese, die nur die erste Forderung erfüllt. In der Tat ist die Kernvererbungshypothese nur eine solche halbe Hypothese, denn sie steht nicht mit unserer übrigen biologischen Erfahrung im Einklang, sie kann wohl eine beschränkte Anzahl von Erscheinungen „erklären“, bleibt aber für andere Tatsachen die Antwort schuldig. Ist doch das Vererbungsproblem das alles umfassende Problem der Biologie! —

Die Zelle ist ein Gemisch chemischer Körper, die miteinander reagieren, und deren Reaktionen so verkettet sind, daß die wundervolle Regulierbarkeit und das wundervolle Entwicklungsvermögen resultiert, die wir an dem Leben des Elementar- und Gesamtorganismus erkennen. Die physikalische Organisation der Zelle spielt dabei eine große Rolle für den Charakter des chemischen Betriebs, indem das örtliche Trennen von Gruppen chemischer Körper voneinander die Gliederung des Stoffwechsels in verschiedenen „Reaktionsketten“ bedingt, m. a. W. die Komplikation der Zellerscheinungen außerordentlich erhöht.

An den Stoffwechselketten sind alle Teile (Stoffe) der Zelle beteiligt (gewisse Körper wie Zellulose, Albuminoide, Pektine scheinen aus dem Stoffwechsel ausgeschaltet zu sein, sind aber in Massen wegen ihrer geringen Löslichkeit entstanden und können bei auf Verletzungen usw. folgenden Umkehrungen wieder aufgelöst werden). Die morphologischen Strukturen sind durch Kapillarkräfte abgegrenzte Anhäufungen von chemischem Material, die durch chemische oder physikalisch-chemische Relationen oder Übereinstimmungen entstanden sind. Die gröberen dieser morphologisch charakterisierbaren Anhäufungen, wie Kern, Chromosomen, Plastiden[1]), können als „Teilmaschinen“ bezeichnet werden, die einander und das Protoplasma komplettieren.

1) Ich fasse mit Pfeffer (1897) unter diesem Namen Chromatophoren „und andere nachweisbare distinkte Organe im Zytoplasma“ zusammen. — Außerdem gibt es

Das chemische Material der Zelle zeigt eine stufenweise Komplizierung, d. h., es finden sich alle chemischen Zwischenstufen und Zwischenreaktionen zwischen den einfachsten Körpern, die primären Assimilationsprodukte, und den am meisten komplizierten, die Nukleoproteide.

Die letztgenannten befinden sich bekanntlich im Zellkern. Wir besitzen keine Anhaltspunkte für die Annahme, daß sie auch im Plasma lokalisiert wären (vergl. z. B. Zacharias 1909).

Durch die Arbeit der Physiologen wissen wir, daß die Teilorgane des Protoplasten eine gewisse Selbständigkeit besitzen und zugleich individualisiert sind. Wir wissen, daß die Chlorophyllkörper bis zu einem gewissen Grade unabhängig von dem Protoplasma und dem Kern leben und funktionieren können[1]; daß ein Stück Protoplasma ohne Kern nicht sofort stirbt, sondern seine bisherige Funktion noch einige Zeit ausübt (z. B. bei Infusorien, siehe Verworn 1897). Man hat auch isolierte Kerne beobachtet, kann aber nicht erforschen, ob sie auch weiter noch funktionieren, einfach deshalb, weil man keine ihrer Funktionen kennt[2]. Soviel weiß man jedoch, wie bekannt, daß, wo nur ein Kern oder gar ein Bruchteil eines Kerns (bei Infusorien) und eine gewisse Menge Protoplasma (inklusive eventuelle Plastiden) sich befinden, dort auch alles für das betreffende Individuum charakteristische chemische Material (d. h. jede Qualität der Zelle) vorhanden ist.

Die Einzelorgane, Teilmaschinen, des Elementarorganismus sind, wie schon gesagt, individualisiert, d. h. sie können nur aus ihresgleichen entstehen. Das ist für Kern und Plastiden (Chromatophoren) erwiesen. Was das Protoplasma anbetrifft, so weiß man nicht mit Sicherheit, ob es nur durch Protoplasma (bezw.

---

natürlich „Kleinstrukturen“, z. B. das, was mit „Zytoplasmastruktur, Kernstruktur“ gemeint wird. Diese verdanken ihre Entstehung denselben Gesetzen, sind aber nicht morphologisch individualisiert.

1) Nach Engelmann (1881) und Haberlandt (1887) (s. auch Pfeffer 1896) können isolierte Chloroplasten noch Sauerstoff ausscheiden, d. h. Kohlensäure zersetzen. Kny (1897) konnte aber diese Angaben nicht bestätigen, er fand jedoch, daß die Chromatophoren im allgemeinen länger erhalten bleiben als die übrigen Bestandteile der Zelle, wenn diese in irgendwelcher Weise beschädigt wird.

2) Nach Aqua (1891) und Verworn (1892) können vom Protoplasma ganz isolierte Kerne (generative Pollenkerne und Kerne verschiedener Meeresprotisten) mehrere Tage am Leben bleiben. In keinem Falle waren aber irgendwelche Regenerationserscheinungen an den isolierten Kernen zu beobachten.

Plasma + Kern) dargestellt werden kann, oder ob es von dem Kern allein produziert wird. Wenn z. B. gefunden wird, daß ein Kern, von dem Plasma freigemacht, zugrunde geht, braucht dies nicht unbedingt zu bedeuten, daß der Kern Protoplasma nicht produzieren könne, sondern es kann von anderen unvermeidlichen Ursachen abhängen, die mit dem Herausreißen einer Teilmaschine aus ihrem natürlichen Milieu verknüpft sind, also herabgesetzter Assimilationstätigkeit, beschleunigter Autolyse u. a. m., das hier nicht genauer präzisiert werden kann.

Solange es aber nicht festgestellt oder wenigstens wahrscheinlich gemacht worden ist, daß der Kern dort Protoplasma produzieren kann, wo kein Protoplasma ist, muß die Individualität des Protoplasmas angenommen werden. Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß nach van Wisselingh (1909) sich das Plasma in kernlosen Zellen von *Spirogyra* vermehren kann. Auch chemische Erwägungen sprechen für die Individualität des Protoplasmas. Für den Stoffwechsel der Zelle scheint nämlich die Regel zu gelten, daß entsprechende synthetische und spaltende Prozesse nicht einfach verschiedene Richtungen derselben Reaktion oder Reaktionskette repräsentieren, sondern auf verschiedenen Wegen verlaufen (vergl. z. B. die Zusammenstellung bei Euler 1908). Also wenn der Kern die höchsten Synthesenprodukte enthält, ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß durch die Autolyse usw. derselben die niederen Synthesenprodukte des Plasmas entstehen würden. Dies nur im Vorübergehen; eine eingehende kritische Besprechung der chemischen Organisation der Zelle soll an anderer Stelle geschehen.

Wo aber nur eine kleine Menge Plasma neben dem Kern vorhanden ist, sind auch mit größter Wahrscheinlichkeit alle dem Plasma eigenen chemischen Körper anwesend[1]), und die Sache gestaltet sich dann ganz anders. Es handelt sich dann nicht um Produzieren von Protoplasma mit allen seinen Tausenden chemischer Stoffe, von den Kohlehydraten bis zu den Polypeptiden und Eiweißkörpern, sondern um Regenerieren, d. h. quantitative Mehrproduktion bei Anwesenheit aller Zellorgane, was offenbar etwas ganz anderes ist und während des normalen Lebens der Zelle in jedem Augenblick geschieht.

---

1) N.b. wenn das Plasma wohlgemischt ist. Sonst kann es wegen der ungleichen Verteilung eintreffen, daß in einer kleinen Portion einzelne Verbindungen mangeln; man denke an das Seeigelei (Boveri 1901; vgl. Loeb 1906, S. 31).

Die Eigentümlichkeiten des Individuums, die von Eigentümlichkeiten der einzelnen Zellen herrühren, sind, wenn sie in der Ontogenese zur Entfaltung gekommen sind, immer an das Protoplasma oder dessen unmittelbare Wirksamkeit gebunden. Versuche mit Infusorien lehrten, daß dabei die Anwesenheit des Kerns notwendig ist (Nußbaum 1884, 1886, Gruber 1885, 1886 u. a.)[1]. Worin die allgemeine Einwirkung des Kerns auf die Umsetzungen in dem Plasma besteht, weiß man nicht. J. Loeb (1899, 1906) will in dem Kern z. B. das Hauptoxydationsorgan der Zelle sehen, andere sprechen nur allgemein von stofflichen (enzymatischen, Driesch 1894) oder gar dynamischen Einwirkungen (Strasburger 1884, Nägeli 1884, Weismann 1885, Haberlandt 1887, de Vries 1889, Pfeffer 1897, Roux 1905 u. a.).

Die Verschiedenheiten der Meristemzellen zweier Organismen müssen in Verschiedenheiten des chemischen Materials liegen, und zwar wohl in den allermeisten Fällen in qualitativen Verschiedenheiten.

Wegen der engen Verkettung aller chemischen Umsetzungen in der Zelle ist es sehr wahrscheinlich, daß die Differenzen mehrere Stufen der Stoffwechselkette berühren, also sowohl Kern wie Protoplasma (die Plastiden können, wenn auch nicht sehr wahrscheinlich, in beiden Fällen identisch sein), dies umso mehr, als die Eigenschaften bei ihrem Hervortreten meistens an das Protoplasma, mit Notwendigkeit die Kernanwesenheit, gebunden sind.

Wir wollen uns zwei nicht derselben Linie zugehörende Geschlechtszellen denken, die vereinigt werden und eine entwicklungsfähige Zygote bilden. Alle chemischen Qualitäten des männlichen Individuums werden hierbei erfahrungsgemäß in die Eizelle überführt[2].

Die Verteidiger der Hypothese von dem Kern als alleinigem Träger der erblichen Anlagen der Zelle meinen nun: Die Geschlechtszellkerne enthalten alle Qualitäten, die die beiden Indi-

---

1) Klebs (1887) und Haberlandt (1887) u. a. berichten über die Notwendigkeit des Kerns für einzelne Zellfunktionen; so auch Townsend (1897), vgl. aber auch die Arbeiten von Aqua und Palla.

2) Geht ein Reduktionsteilungsvorgang der Geschlechtszellenbildung voran, so werden wohl nicht alle vier Gonen gleich. Die Erfahrungen bei Kreuzungen sprechen bekanntlich für die Annahme, daß bei der Gonenbildung eine Aufteilung des protoplastischen Materials in zwei numerisch gleiche, aber essentiell verschiedene Gruppen stattfindet. In solchem Falle muß es also heißen, daß alle chemischen Eigentümlichkeiten der männlichen Geschlechtszelle in die Eizelle eingeführt werden.

viduen, bezw. Geschlechtszellen, voneinander unterscheiden; nur der männliche Kern gelangt in die Eizelle bei der Befruchtung. Oder, wenn es unabweisbar ist, daß, wie bei den Farnen und Moosen, das Spermatozoon eine ganze Zelle ausmacht, so sagen sie: Das Plasma spielt bei der Befruchtung keine Rolle als Vererbungsträger, es ist für die Vererbung überflüssig oder minder wichtig.

Die Argumente, die für die Hypothese angeführt werden, sind teils physiologisch-experimenteller Art, teils aus rein morphologischen Tatsachen hergeleitet.

Die Versuche von Nußbaum (1884, 1886), Gruber (1885, 1886), Klebs (1887), Hofer (1889), Balbiani (1888), Verworn (1889, 1897), Townsend (1897), Gerassimoff (1892, 1899, 1901, 1904), van Wisselingh (1909) u. a. zeigen nur, daß der Kern eine wichtige Rolle im Mechanismus des Zelllebens spielt, und daß Plasma meistens nur bei der Anwesenheit des Kerns regeneriert und produziert wird (vergl. auch van Wisselingh 1909), was nichts Stützendes für die Hypothese in sich birgt. Auf die speziell für diese ausgeführten Experimente kommen wir weiter unten zurück.

Rein morphologische Tatsachen, wie z. B. die von Strasburger (1884, zuletzt 1909) vorgeführten, d. h. zytologische Bilder des Befruchtungsmomentes, können nichts entscheiden, da man doch auf diesen nicht sehen kann, ob ein kleines Quantum Protoplasma aus dem Pollenschlauch in die Eizelle hineingelangt. Jedenfalls ist es unrichtig, zu glauben, wie es Strasburger zu tun scheint (1909, S. 114), daß ein Protoplasma besonders physikalisch strukturiert sein müsse, um in Vererbungshinsicht wirksam zu sein. Dieses dürfte aus den in diesem Aufsatz angestellten Erwägungen klar hervorgehen.

Ich erinnere an dieser Stelle daran, daß der Kern der Farnspermatozoen nach Zacharias von einer vollständigen protoplasmatischen Hülle umgeben wird (Zacharias 1887, 1901). Daraus kann man auch entnehmen, daß es sehr gefährlich ist, in Vererbungsfragen zu generalisieren. — Interessant sind die Beobachtungen Flemmings (1882, S. 98) u. a., wonach es Leukoplasten gibt, die mit so wenig Zellsubstanz ausgerüstet sind, daß man fast von „freien Kernen“ reden kann. —

Man räsonniert häufig folgendermaßen: Die Teilung des Zellkerns geschieht mit sehr komplizierten Manipulationen, die eine minutiöse Zweiteilung des färbbaren Kernmaterials zuwege bringen.

Die Zweiteilung des Plasmakörpers ist nur ein grober Vorgang, bei dem es auf genaue Halbierung nicht ankommen kann. Also muß der Kern allein die erblichen Anlagen tragen. Ein solches Räsonnement ist teleologisch, ihm kann nur in Verbindung mit wirklichen Beweisen Wert beigelegt werden[1]).

Dasselbe gilt für ähnliche Folgerungen aus Kernteilungsverhältnissen bei Characeen (Strasburger 1908a) und anderen Pflanzen. In den Internodialzellen der Characeen teilen sich die Kerne amitotisch, in den Knotenzellen mitotisch. Diese letzteren können Geschlechtszellen hervorbringen, erstere nicht. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei höheren Pflanzen. Alte, degenerierende Zellen oder solche, die eine temporäre Funktion haben, wie Internodialzellen von *Tradescantia*, Zellen des Endosperms und der Tapetenschicht, können Amitosen aufweisen, während Mitosen in den Meristemen Regel ist. Nun, das sind Zusammentreffen, die nur, wenn man die Erscheinungen äußerlich und teleologisch betrachtet, als Argumente für die Kernvererbungstheorie betrachtet werden können. Die enge Verkettung aller Umsetzungen in der Zelle hat zur Folge, daß diejenigen Bedingungen in dem Kern und dem Protoplasma, die für das Durchmachen einer vollständigen Karyokinese nötig sind, wie z. B. richtige Relation zwischen Chromatinmenge und Grenzflächenspannung (Kern — Plasma), ganz besondere Zustände und Intensitäten der Nahrungszufuhr, Assimilationstätigkeit, Permeabilität usw. fordern. Glaubt man denn, daß wir die biologischen Vorgänge so beherrschen, daß wir das Wichtige von dem Unwichtigen und Nebensächlichen bei diesen komplizierten Prozessen unterscheiden können! Wie leicht könnte es nicht eintreffen, daß die uns so sonderbar erscheinenden Strukturen nur ganz nebensächliche Folgeerscheinungen anderer wichtigerer, stofflicher und energetischer Prozesse wären, mit anderen Worten, daß in der Karyokinese nicht das ausgeführt wird, das ausgeführt zu werden scheint[2]).

Künstlich lassen sich bekanntlich Amitosen in jeder Meristemzelle durch Anästhetica, Kälte usw. hervorbringen. Übrigens ist es eine alte Streitfrage gewesen, ob nicht Mitosen und Amitosen

1) Es ist daher unnötig, auf die übrigens sehr unwahrscheinliche Möglichkeit hinzuweisen, daß auch der Teilungsvorgang des Plasmas ebenso kompliziert sein könne, wenngleich wir ihn nicht beobachten können (Fick 1906). Vgl. übrigens den zweiten Teil an verschiedenen Stellen.

2) Man vergleiche die Ausführungen des zweiten Teiles dieser Arbeit.

aufeinander folgen könnten (die Angaben von Nathansohn 1900, 1904, Pfeffer 1899, Massart 1898, Buscalioni 1898, Shibata 1902, Wasielewski 1903, 1904 scheinen jedoch durch die Arbeiten von Gerassimoff 1892, Häcker 1900, Němec 1899, 1904, Miehe 1901, van Wisselingh 1903, 1909, Strasburger 1907, 1908 widerlegt zu sein; ebenso sind die Angaben C. M. Childs 1907, welcher glaubt, daß Amitose ein Faktor im normalen und regulativen Wachstum der Tiere sei, durch Boveri 1907, S. 234 ff. als unwahrscheinlich erwiesen worden).

O. Hertwig, der der eifrigste Vorkämpfer der Kernvererbungstheorie ist, hat neuerdings (1906) seine Argumente in vier Punkten zusammengefaßt. Für die Hypothese sprechen nach ihm: 1. Die Äquivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse; 2. Die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen; 3. Die Verhütung der Summierung der Erbmassen; 4. Die Isotropie des Eies. In letzter Zeit hat derselbe Autor eine Schrift veröffentlicht, die fast ausschließlich dem genannten Problem gewidmet ist, und in der er einige gegen die Hypothese erhobene Einwände zu widerlegen versucht.

Die Argumente sind in dieser Arbeit in sieben Punkte zusammengefaßt (a. a. O. 1909, S. 28 ff.), von welchen jedoch O. Hertwig selbst die drei letzten (S. 36 ff.) für weniger wichtig hält. Ich will im folgenden nicht alle diese sieben Punkte besprechen, es scheint mir nach dem schon oben Gesagten ziemlich überflüssig. Die langen Ausführungen O. Hertwigs (1909) enthalten außerdem Stellungnahmen zu verschiedenen anderen allgemeinen biologischen Fragen, Sachen, die uns hier nicht beschäftigen können.

Betrachtet man die Argumente näher, so wird man finden, daß sie aus einseitigen Betrachtungen hervorgegangen sind oder in teleologischer Weise auf ähnliche Zusammentreffen wie die oben geschilderten bauen. Außerdem sind sie derart mit apriorischen Annahmen (z. B. der Bioblastenhypothese a. a. O. 1909, S. 14) und unklaren Ausführungen (unklar scheinen mir die Meditationen zur zweiten Gruppe der Einwände [S. 55—81], und eine große Inkonsequenz ist es, wenn Hertwig einerseits die Auffassung der Morphologie und Physiologie der Lebewesen als selbständiger, der Physik und Chemie koordinierter Grundwissenschaften verteidigt, anderseits in keiner Richtung Vitalist heißen will), vermengt, daß es schwer ist, die Sache nur von einer Seite her anzugreifen. Ich will mich aber im folgenden kurz fassen.

Dieselbe Frage, die in dem ersten Satz O. Hertwigs liegt, spricht Boveri (1907, S. 246) in folgenden Worten aus: „Wie ist es zu erklären, daß trotz des ungeheuren Übergewichtes, welches das Ei im protoplasmatischen Anteil der Vererbungsfaktoren besitzt, das neue Individuum doch dem Vater ganz ebenso ähnlich sein kann wie der Mutter?" Boveri beantwortet, wie O. Hertwig, die Frage zugunsten der Kern- (Chromosomen-) Vererbungstheorie.

Hierzu sei in Kürze bemerkt: Boveri (1892, 1907), Driesch (1898), Godlewski (1906) und Peter (1906) haben gefunden, daß die erste Entwicklungsperiode gewisser tierischer Eier nur durch den Zustand (die „Konstitution") des Eiplasmas bestimmt wird. Erst wenn die Embryonen etwa das Blastulastadium oder Gastrulastadium vor der Skelettbildung erreicht haben, pflegen die väterlichen Eigenschaften zur Geltung zu kommen. In Zusammenhang hiermit seien die Versuche C. Herbsts (1906, 1907) erwähnt, in denen eine Kombination künstlicher und normaler Befruchtung mütterliche Larven gab.

Es scheint sich also um reine Massenwirkungen zu handeln, wenn Anlagen entfaltet werden. Abgesehen davon, daß in vielen Fällen die Massen der beiden Geschlechtszellkerne nicht gleich sind, und daß der Samenkern im Eiplasma vor der Amphimixis eine Volumzunahme erfährt[1]), sprechen schon die oben zitierten experimentellen Angaben gegen die O. Hertwigsche Argumentation. Von unserem Standpunkt aus ergibt es sich ungesucht, daß dieses späte Hervortreten der männlichen Anlagen mit der anfangs geringen Menge männlichen Plasmas zusammenhängt. Dieses vermehrt sich nach und nach (Kernplasmarelation), so daß schließlich die von dem väterlichen Individuum, resp. der väterlichen Sexualzelle, ererbten Eigentümlichkeiten während ihrer Auslösung in der Ontogenese in genügender Stärke (Masse) stattfinden können, um mit den mütterlichen Anlagen zu konkurrieren oder zusammenzuwirken. Dabei braucht nicht angenommen zu werden, daß eine bestimmte Substanz des Spermatozoons sich in gleicher Menge wie in der Eizelle vorfände. Wir wissen, daß die männliche Befruchtungszelle alle für das Beibehalten des Zellcharakters notwendige Stoffe der Mutterzelle, aus der sie gebildet wurde, enthalten muß. Wenn diese Stoffe in dem Spermatozoon zudem die gehörige physikalische Ver-

1) Vgl. Fick (1906), S. 21.

teilung zeigen[1]), kann es nicht verwundern, daß sie nach der Befruchtung dieselben Massenverhältnisse zueinander und zu der Masse der weiblichen Erbsubstanz, wie sie in dem eben verlassenen Individuum zeigten, wieder allmählich annehmen.

Die zuerst von Nägeli (1884) aufgestellte und dann von anderen Autoren, z. B. O. Hertwig, aufgenommene Ableitung, daß wegen der gleichen Vererbungskraft der beiden Eltern, bei der ungeheuren Verschiedenheit ihres materiellen Anteiles am Aufbau des Kindes, die Anlagesubstanz nur in sehr kleiner Menge, gleich viel in der Samen- wie in der Eizelle, vorhanden sein müsse, ist folglich wenig begründet und stimmt nicht mit den Tatsachen überein. — Es kommt bei der Vererbung vornehmlich auf Qualitäten an und sicherlich ist das volle Erbe eines Kindes gesichert, wenn es nur alle chemischen Qualitäten seiner Eltern empfangen hat. Wobei allerdings vorausgesetzt wird, daß diese Stoffqualitäten die vererbte und notwendige physikalische Verteilung haben.

Der zweite Satz O. Hertwigs, der die Boverische Regel vom proportionalen Kernwachstum enthält, hat denselben Sinn wie das zuvor (S. 292) erwähnte teleologische Räsonnement. Der rechte Wert solcher aus morphologischen Tatsachen hergeleiteten Zweckmäßigkeitsannahmen erhellt am besten daraus, daß andere Forscher auf demselben Grunde entgegengesetzte Anschauungen haben aufbauen können. Weismann nimmt ja an, daß bei der Karyokinese eine qualitative Abspaltung der Chromosomensubstanz stattfindet, so daß die Kerne der Tochterzellen verschiedenwertig werden[2]).

Zu dem dritten Satz O. Hertwigs kann bemerkt werden, daß Chmielewsky (zit. bei Tröndle 1907) und Tröndle (1907) gefunden haben, daß bei *Spirogyra* nach der Kopulation die Chromatophoren der männlichen Zelle alsbald degenerieren und verschwinden, während diejenigen der weiblichen Zelle grün bleiben und bei der Keimung der Zygote zur Entstehung der Chlorophyll-

---

1) D. h. in Kern und Plasma (+ eventuelle Plastiden). Die Zelle besitzt ja eine vererbte physikalische Organisation. Eben daher ist Pfeffer im Rechte, wenn er sagt (1897, S. 3): „Wie eine Uhr mit dem Einstampfen aufhört, eine Uhr zu sein, obgleich Qualität und Quantität des Metalls unverändert bleibt, so ist auch mit dem Zerreiben eines Schleimpilzes, eines jeden Protoplasten das Leben und alles damit Verkettete unwiederbringlich vernichtet, obgleich in diesem Gemische nach Qualität und Quantität dieselben Stoffe vereinigt sind, wie zuvor“.

2) Vgl. auch C. Rabl, zitiert bei Fick (1906, S. 21).

bänder führen. Also eine wahrhafte zahlenmäßige Reduktion; die vegetativen Zellen oder Geschlechtszellen enthalten je gleichviele Chloroplasten. Auch die Pyrenoide sollen in derselben Weise reduziert werden. Laut der O. Hertwigschen Ausführungen und der teleologischen Beweisführung im allgemeinen könnte man also sagen, daß der erwähnte Befund dafür spricht, daß die Chromatophoren bei *Spirogyra* Träger der erblichen Anlagen dieser Pflanze seien, zumal eine Reduktionsteilung des Kerns bei derselben umstritten ist (vgl. auch die Diskussion bei Tröndle 1907)! Man vergleiche die Einleitung!

Als viertes Argument führt O. Hertwig (1909, S. 34 ff.) die sonderbare Übereinstimmung zwischen den zytologischen Befunden bei der Geschlechtszellenbildung höherer Pflanzen und Tiere und den Resultaten der experimentellen Erblichkeitslehre an, die unter dem Namen der „Mendelschen Regel“ allbekannt sind.

Dieses Argument scheint mir beachtenswert zu sein. Denn selten zeigte sich eine so gute Übereinstimmung zwischen einer Hypothese, einem morphologischen Befund und einer experimentell ermittelten Regel. Leider ist dieser, der beste Beweis O. Hertwigs, jedoch zu schwach, um die Schwere der Einwände zu tragen, wie wir sehen werden.

Daß die Chromosomen individuell sind, ist niemals bindend bewiesen worden, es hat jedoch die Wahrscheinlichkeit für sich, daß sie es sind. Auf eine Besprechung der vielen Wahrscheinlichkeitsbeweise für die Individualitätshypothese hier einzugehen, ist nicht der Ort. Um uns selber nicht auf Kosten unserer Gegner zu begünstigen, können wir an dieser Stelle einfach annehmen, daß sie wahr ist. Daß eine Zahlenreduktion bei den Gonotokontenteilungen durchgeführt wird, ist erwiesen. Daß bei der Reduktionsbildung die Gonomeren wieder getrennt werden, ist dagegen nicht bindend bewiesen, aber durch zytologische Untersuchungen von Bastarden (siehe z. B. Rosenberg 1909) wahrscheinlich gemacht. Wir können wiederum vorläufig annehmen, daß die Elternchromosomen nach verschiedenen Seiten gehen. Vergleichen wir nun diese zytologischen Ergebnisse mit den experimentellen Resultaten, so ergibt sich, wie so vielfach hervorgehoben worden ist, eine sehr schöne Übereinstimmung zwischen dem Verhalten der Chromosomen und dem Verhalten der sichtbaren erblichen Eigenschaften. Es liegt daher in der Tat sehr nahe, den Schluß zu ziehen, daß die Chromosomen eine Substanz enthalten, die für die volle

Entfaltung der Anlagen nötig ist. Ich bemerke aber, daß ein solcher Schluß induktiv ist, und außerdem nur unter Voraussetzung der Richtigkeit der zwei obigen Annahmen gezogen werden kann. Vergleichen wir nun unseren Schluß mit demjenigen O. Hertwigs! O. Hertwig und viele andere nehmen an, daß die erwähnten Tatsachen und Prämissen dafür sprechen, daß die Chromosomen die erblichen Anlagen ganz und gar enthalten. Daß dieser Schluß unberechtigt ist, mit anderen Worten, daß man zu viel aus dem Gegebenen schließt, dürfte aus folgendem hervorgehen.

Was wir eine Anlage und eine Eigenschaft nennen, können wir uns nur, wenn wir uns auf eine breite naturwissenschaftliche Basis stellen wollen, unter dem Bilde einer chemischen (chemisch-physikalischen) Ursachskette vorstellen. Der Unterschied zwischen Anlage und entfalteter Eigenschaft dürfte darin bestehen, daß in dem Anlagezustand die Reaktionen (die elementären Glieder der Kausalkette) still stehen oder sehr langsam verlaufen, in dem Entfaltungszustand dagegen eine gewisse, nicht zu kleine Geschwindigkeit haben. Die Kausalkette, die wir Anlage und Eigenschaft nennen, dürfte aus recht vielen Gliedern, chemischen Stoffen und Reaktionen bestehen, welche Glieder aber so verkettet sind, daß, wenn eines von ihnen fehlen würde, die ganze Reaktionskette unterbrochen wäre, was in einer Erlöschung oder Nichterscheinung der Anlage bezw. Eigenschaft resultieren würde. Kombinieren wir nun diese Auseinandersetzungen mit unserem soeben gezogenen Schluß, so ist es klar, daß unsere Folgerungen und die erwähnten Tatsachen zu der Annahme führen, daß die Chromosomen ein oder einige Glieder jeder der Ursachsketten, die Anlagen oder Eigenschaften darstellen, enthalten oder „tragen“. Die übrigen Glieder der Anlage-Eigenschaft-Kette können sich im Plasma befinden, ja, einige müssen sich dort befinden, da ja die entfaltete Eigenschaft zumeist im Plasma sitzt. Diese letzteren Glieder sind aber zur Entwicklung der vollen Eigenschaft ebenso notwendig wie die in den Chromosomen verborgenen. Wie man sieht, läßt das dritte O. Hertwigsche Argument eine nähere Präzisierung unserer eigenen Anschauungen zu, aber keineswegs berechtigt es zu einem solchen Schluß, wie ihn O. Hertwig selber und viele andere gezogen haben.

Als letztes Argument führt O. Hertwig verschiedene Tatsachen zusammen, die unter der Benennung „Isotropie des Eies“

zusammengefaßt zu werden pflegen (vgl. Pflüger 1883, Born 1884, Roux 1895). Darunter versteht er die Erscheinung, daß „im Dotter des Eies keine organbildenden Keimbezirke vorhanden sind, sondern daß ein bestimmtes Stück Dottersubstanz je nach den Bedingungen in verschiedener Weise für den Aufbau des Embryos verwandt werden kann“ (1909, S. 115, 1884/1885, S. 306). Ich kann nicht verstehen, wie etwas Ähnliches, auch wenn es wirklich stichhaltig wäre (vgl. unten), für die Kernvererbungstheorie sprechen sollte. Oder ist denn der Zellkern so beschaffen, daß aus bestimmten Bezirken desselben bestimmte Organe hervorgehen?

Alle Differenzierungen in der einzelnen Zelle, worauf außer auf Zellenwachstum letztlich die Organdifferenzierung und Organbildung beruht, beginnen als chemische Reaktionen; erst die Produkte dieser erscheinen wegen ihrer physikalischen Eigentümlichkeiten als Organdifferenzierungen. Daß aber zur Durchführung des Entfaltungsprozesses aller Anlagen, oder zur Konstituierung der vollständigen Anlagen (vgl. oben S. 298) auch die Gegenwart aller Stoffqualitäten des Plasmas notwendig sind, dieses zeigen die Anschnittversuche an ungefurchten Eiern, die von Driesch und Morgan (1896), Crampton (1898), Fischel (1903), Wilson (1904) gemacht worden sind.

Nun ist es aber so, daß schon der Begriff „Isotropie des Protoplasmas“ bedeutende Einschränkungen durch die Untersuchungen der neuesten Zeit erfahren muß. O. Hertwig gibt auch dies selber zu und erklärt sich „gern bereit, den Ausdruck Isotropie des Protoplasmas in Zukunft ganz fallen zu lassen“, um jede irrtümliche Auffassung zu vermeiden (a. a. O. 1909, S. 120). Bekanntlich besitzen viele Eier polare Differenzierung. Eine wirkliche Isotropie scheint nur für eine beschränkte Anzahl bekannter Fälle anzunehmen zu sein, und auch dann ist wohl der Begriff etwas willkürlich (s. Korschelt u. Heider, Lehrb. d. vgl. Entw. Gesch. d. wirbellosen Tiere I, S. 86). Direkt gegen die O. Hertwigsche Formulierung sprechen die oben erwähnten Anschnittversuche.

Daß man „vom Protoplasma sehr vieler Eier . . . vor der Befruchtung sehr große Mengen an dieser oder jener Stelle abtrennen kann, ohne daß der Rest, wenn er befruchtet wird, die Fähigkeit verliert, einen ganzen vollständigen Organismus zu bilden,“ kann nicht verwundern. Es kommt ja bei Vererbung in erster Linie auf Qualitäten an, und im Eiplasma befinden sich bekanntlich beträchtliche Mengen der meisten Stoffe. Wenn das Plasma dazu

ziemlich wohl gemischt ist, kann wohl Verkleinerung der absoluten Menge nur insofern schädlich werden, als ein Mißverhältnis in dem quantitativen Verlauf der Umsetzungen eintritt, etwa wie es bei partiellem Ernährungsmangel der Fall werden kann. Übrigens sei bemerkt, daß man bei Infusorien recht große Mengen der Kernsubstanz abtrennen kann, ohne daß die totale Regenerationsfähigkeit irgendwelche Einschränkungen erleidet. —

Mehrere Forscher haben ganz richtig hervorgehoben, daß ein Problem wie dieses, betreffs der Funktion des Kerns in dem speziellen Zellbetrieb, also eine physiologische Frage, nur auf experimentellem Wege gelöst werden kann. Es sind auch Experimente in dieser Richtung vorgenommen worden. Schon längst hatten Boveri (1889, 1895), dann Delage (1899), Boveri und Mc Farland (1896), H. E. Ziegler u. a. Bastardlarven aus kernlosen Eifragmenten darstellen können. Sie fanden, daß diese nur väterliche Merkmale zur Schau trugen. Dies besagt, daß das Protoplasma ohne Kern keine speziellen Fähigkeiten des unbeschädigten Eies, von dem es stammte, entwickeln kann oder enthält. Es besagt aber nicht, daß „der Kern allein die Speziesmerkmale des Pluteus bestimme“ (Boveri 1907, S. 247, vgl. aber auch Derselbe 1904, S. 105).

Solche Experimente zeigen nur und können nur zeigen, daß der Kern ein unerläßliches Glied in dem Zellbetrieb ist. Wenn man aber Kerne lebend isolieren und mit ihnen entsprechend experimentieren könnte, würde man wahrscheinlich finden, daß das Protoplasma ebenso unerläßlich für das Stattfinden aller speziellen Reaktionen ist (vgl. Verworn 1892, 1897, Boveri 1904 u. 1907, S. 246).

Nach den Versuchen Godlewskis (1906) zu urteilen, scheint die isolierte Eiprotoplasmamasse nach der Befruchtung nicht zugrunde zu gehen, wie Verworn glaubt, sondern vielmehr über die männliche Protoplasmamenge zu dominieren. Ein Beweis dafür, daß gewisse allgemeine Beziehungen zwischen Kern und Plasma auch im fremden Plasma aufrechterhalten werden können. Nun sind allerdings alle solchen Bastardierungsexperimente etwas unsicher, weil normale Bastarde häufig goneoklin sein können, oder einfach befruchtete Eier bisweilen Mosaikbildungen zeigen (Boveri 1907).

Neuerdings hat botanischerseits C. Correns den Versuch gemacht, die Frage nach der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung auf experimentellem Wege zu beantworten.

C. Correns (1909a und b) hat in zwei interessanten Mitteilungen über die Resultate von Bastardierungen und die Vererbungsgesetze innerhalb einer von ihm aufgefundenen weißbunten (albomaculata-) Sippe von *Mirabilis Jalapa* berichtet, und ist durch seine Ergebnisse zu dem indirekten Schluß geführt worden, daß das Pollenzellplasma ohne wesentlichen Einfluß bei der Befruchtung ist.

Die experimentellen Tatsachen sind kurz folgende (s. Correns 1909b, S. 332 u. 333).

Die Vererbungsgesetze lassen sich dahin zusammenfassen, „daß bei Selbstbestäubung in derselben Blüte

1. grüne Aste (und Blüten) eine grüne Nachkommenschaft geben, die fernerhin nur grüne Pflanzen erzeugt,

2. rein weiße Aste (und Blüten) eine rein weiße, nicht lebensfähige Nachkommenschaft hervorbringen,

3. weißbunte Aste (und Blüten) aber eine Nachkommenschaft, die aus dreierlei Pflanzen besteht: aus grünen, die fernerhin konstant sind (= 1), weißen, die als Keimlinge absterben (= 2), und weißbunten, von denen wenigstens ein Teil (die nicht zu stark bunten) am Leben bleibt und die Sippe erhält (= 3)."

Einige Bastardierungsversuche ergaben nun das Resultat, daß kastrierte Blüten einer konstanten, bleichgrünen (chlorina-) Sippe, mit dem Pollen „weißer" [1]) Blüten der buntblättrigen Sippe bestäubt, Bastarde lieferten, die sich ausnahmslos so verhielten, als ob die bleichgrüne Sippe mit dem Pollen einer gewöhnlichen grünen Sippe bestäubt worden wäre.

Andere, reziproke Bastardierungen, d. h. wo die (einzige) Samenlage einer „weißen" Blüte der weißbunten Sippe durch den Schlauch eines Pollenkorns von einer typisch grünen Pflanze befruchtet wurde, fielen anders aus, indem die meisten Pflanzen so chlorophyllarm waren, daß sie über die Entfaltung der Kotyledonen nicht hinauskamen. Nur drei Exemplare, alle jedoch stark weißbunt, blieben am Leben (vgl. die Tabellen bei Correns).

Diese Ergebnisse deuten unzweifelhaft darauf hin, daß die beiden Geschlechtszellen in irgend einer Weise verschieden sind.

Correns kann für die erwähnten eigentümlichen Vererbungsverhältnisse nur folgende Erklärung geben: „Alle Keimzellen einer weißbunten Pflanze enthalten Kerne, die völlig normal sind und

---

1) D. h. chlorophyllfreie, aber „sonst normale Blüten, deren Perigon beliebig gefärbt sein kann".

deshalb die gewöhnliche grüne Blattfarbe übertragen. Das Plasma der Keimzellen aber ist, entsprechend dem weißbunten Mosaik, das sich über die ganze Pflanze ausdehnt, entweder gesund oder chlorotisch-krank, „weißkrank", und läßt dementsprechend entweder die Ausbildung normaler Chlorophyllkörper zu oder hemmt sie" (a. a. O. 1909b, S. 332, auch 1909a, S. 322).

Die gegebene Erklärung Correns scheint, äußerlich gesehen, recht gut den experimentellen Tatsachen zu entsprechen. Ist sie aber bei genauer Betrachtung an und für sich annehmbar, d. h. konsequent? Sind die Prämissen wahrscheinlich und mit unseren sonstigen Kenntnissen vereinbar? Gibt es vielleicht eine bessere Erklärung der beobachteten Verhältnisse? Wir wollen dies im folgenden untersuchen.

Correns gibt an, daß Grün über Weißbunt dominiert (a. a. O. 1909a, S. 319, 1909b, S. 334). Dieses gilt aber nur für die Kombination ♀ *typica* und ♂ *albomaculata*, *variegata* oder *chlorina*. Bei der umgekehrten Kombination, also ♀ weiße Blüten der Sippe + ♂ *typica*, dominiert Weiß.

Meines Wissens sind in der exakten Erblichkeitslehre keine Fälle bekannt, wo reziproke Kreuzungen verschieden ausfallen (ausgenommen beim Endosperm). Man kann nur von wirklichen Eigenschaftspaaren sprechen, wenn die Anlagen sowohl in der Samen- wie in der Eizelle derselben Pflanze gleichzeitig vorhanden sind.

In den Correnschen Pflanzen liegt nun die Sache etwas anders. Betrachtet man die Vererbungsversuche, so wird man finden, daß immer der Zustand der Eizelle dominiert, ausgenommen bei der Kombination *chlorina* ♀ + weiß ♂, wo ja die Abkömmlinge grün werden und bei Spaltung drei reingrüne auf ein bleichgrünes Exemplar hervorbringen. Zur Erklärung dieses Verhältnisses zieht nun Correns seine erwähnte Hypothese heran. Der Kern der männlichen Zelle trägt die Eigenschaft Reingrün, und bei der Befruchtung gelangt nur der Kern in die Eizelle.

Es ist aber nicht zu verstehen, warum eben in diesem Falle (*chlorina* ♀ + weiß ♂) die Eigenschaft des männlichen Kerns dominieren soll, während sie in allen anderen Fällen rezessiv wird. Ja, Correns hat keine F_2-Generationen seiner übrigen Bastardierungen ausgeführt oder wenigstens mitgeteilt, um diesen eigentümlichen Widerspruch zu mildern.

Die Correnssche Annahme ist also an sich inkonsequent. Dunkel scheint mir die Annahme von Eigenschaftspaaren Grün — Weiß

usw. Noch dunkler wird der Erklärungsversuch Correns, wenn er die Weißkrankheit des Eiplasmas nur als „einen unzweifelhaft krankhaften Zustand der Chromatophoren“ betrachtet, und sie mit der „Nachwirkung guter Ernährung der Elternpflanze auf den Wuchs der Nachkommenschaft“ vergleicht. Im einen Falle also eine echte, konstante Eigenschaft, in dem anderen ein Etwas, das nach einigen Generationen erlischt und nichts mit Qualitäten zu tun hat!

Die Erklärung Correns' ist also an und für sich kaum annehmbar, ist sie denn mit unseren sonstigen Erfahrungen vereinbar?

Wie oben gezeigt worden ist, finden sich keine anderen Belege für eine solche Annahme wie diejenige Correns' betreffs des Kerns, des Plasmas und der Befruchtung. Die Merkmale, mit denen Correns arbeitet, nehmen aber eine solche Sonderstellung ein, daß es nützlich sein kann, die speziellen Prämissen desselben Verfassers etwas zu ventilieren.

Die Chromatophoren sind, wie im Vorhergehenden erwähnt, als Teilmaschinen anzusehen, die demgemäß eine gewisse Selbständigkeit in dem Zelleben besitzen (siehe S. 288).

Die Kohlensäure zersetzenden und Kohlehydrate aufbauenden Eigenschaften der Chlorophyllkörper sind an die Anwesenheit der gelben und grünen Farbstoffe (Carotin, Xanthophyll und Chlorophyll) gebunden. Die Ausbildung des Chlorophylls hängt bekanntlich von gewissen allgemeinen Bedingungen ab, wie Anwesenheit gewisser Metallsalzionen, Licht (es finden sich jedoch Angaben über Chlorophyllbildung im Dunkel bei Kryptogamen).

Es ist anzunehmen, daß die Fähigkeit zu Chlorophyllbildung usw. immer vorhanden ist (in den Chromatophoren nämlich), daß aber diejenigen Umsetzungen, die zur Farbstoffbildung führen, an sich so langsam verlaufen, daß sie katalysiert werden müssen, um zu einem sichtbaren Resultat führen zu können. Die erwähnten Bedingungen würden so die Katalysatoren darstellen.

Weil die Chromatophoren individualisiert sind, ist es sehr wahrscheinlich, daß die Farbstoffe an Ort und Stelle entstehen, also nicht in dem Plasma oder in dem Kern. Dagegen kann nicht geleugnet werden, daß wegen der Verkettung aller Zellreaktionen sowohl Plasma als Kern für den normalen und ausreichenden Verlauf der Farbstoffbildung nötig sein können[1]). Nach van Wisse-

---

1) Daher kann man auch von plasmatischen, exoplastiden Bedingungen für die Chlorophyllbildung sprechen.

lingh (1909) können jedoch „kleine Stückchen der Chromatophoren in kernlosen Zellen sehr lange wachsen, ihre Farbe ungeschwächt beibehalten und Pyrenoide bilden". Freilich darf man nicht diese an *Spirogyra* gemachten Beobachtungen generalisieren (vgl. die Resultate G. Klebs' 1887).

Was nun die uns interessierende Frage nach dem Bleichbleiben oder der Nichtergrünung der Chromatophoren betrifft, so kann dieses seine Ursache in einer Veränderung in den äußeren, exoplastiden, Bedingungen für die Farbstoffbildung oder in dem inneren Stoffwechsel der Chromatophoren haben.

Die Chlorose oder Weißkrankheit, um die es sich in den Corrensschen Versuchen handelt, ist nicht infektiöser, samenbeständiger Natur (vgl. Correns 1909a S. 318).

Über die infektiöse Chlorose (Panachüre) ist recht viel nachgedacht und untersucht worden. Ich erinnere an die Arbeiten von Baur, Molisch, Sorauer, Pantanelli u. a. (siehe Th. Löhr 1910). Alles, was man von dieser Krankheit weiß, scheint darauf hinzudeuten, daß es sich um eine Stoffwechselkrankheit handelt. Es sei an dieser Stelle an die vielen Stoffwechselkrankheiten des tierischen Organismus erinnert, an die Diabetes-Krankheit, die Hämophilie usw. Die Physiologen neigen dazu, die Ursache dieser krankhaften Zustände in dem Fehlen zuckerspaltender, bezw. koagulierender Enzyme zu suchen (siehe Abderhalden, Physiol. Chemie 1906).

Die erbliche nicht infektiöse Chlorose ist wohl auch eine Stoffwechselkrankheit, die sich in einer Schwäche der chlorophyllbildenden, bezw. katalytischen Funktionen äußert[1]). Man kann sich den Zustand etwa so vorstellen, daß die chlorophyllbildenden Funktionen nur unter gewissen Bedingungen, die bei gewisser Lage der Zellen in dem Individuum realisiert werden können, geschwächt oder vernichtet werden, daß also eine gewisse Labilität betreffs dieser Fähigkeiten herrscht. In dieser Weise können die *albomaculata*- und *variegata*-Merkmale entstanden sein. Das *chlorina*-Merkmal setzt eine stetige Erniedrigung der chlorophyllbildenden Funktionen voraus.

Wenn man nur flüchtig die Versuchsergebnisse Correns' durchsieht, könnte man zu dem Glauben kommen, daß es nur die

1) Nach Correns (1909a S. 315) fehlt in den blassen Chlorophyllkörpern vornehmlich der grüne Farbstoff. Die weißen Zellen entbehren nicht etwa der Plastiden, diese sind nur blaß. Vgl. auch Baur (1909).

Beschaffenheit der in der Zygote (oder Eizelle, wenn nun keine neuen Chromatophoren bei der Befruchtung eingeführt werden) befindlichen Chromatophoren ist, die das Verhalten der chlorophyllführenden Teile des erwachsenden Organismus bestimmt. Also, daß die „Krankheit" nur in dem Stroma der Chromatophoren ihren Sitz hätte.

Die Chromatophoren vermehren sich mit dem Plasma und werden bei der Karyokinese und der Zellteilung nach Zufall auf die beiden entstehenden Tochterzellen verteilt. In denjenigen Fällen, wo die Chromatophoren des Bastards sich ebenso verhalten wie diejenigen der mütterlichen Zelle, also in den allermeisten Fällen (vgl. oben), läßt sich nichts über den eigentlichen Sitz der Krankheit aussagen.

Das oben erwähnte Experiment (Kombination ♀ *chlorina* + ♂ weiß) zeigt aber, daß wenigstens in diesem Falle auch die übrigen Zellbestandteile (Kern und Plasma) einen bestimmenden Einfluß auf das Verhalten der Chromatophoren zu haben scheinen, und Correns ist daher im Rechte, wenn er den Sitz der Weißkrankheit nicht einfach in das Stroma der Chromatophoren verlegt.

Das Phänomen der Panachüre ist in dem Mischprodukt zweier Zellen, der Geschlechtszellen, verborgen. Wenn die beiden Geschlechtszellen von demselben Individuum stammen, ist es sehr wahrscheinlich, daß sie ein identisches Plasma und identische Kerne haben. In der Zygote können dann wohl keine anderen exoplastiden Bedingungen für die Chlorophyllbildung als die in der einen Geschlechtszelle schon vorhandenen entstehen. Es wäre daher interessant, zu sehen, wie sich Kreuzungsprodukte zwischen weißen und grünen Blüten desselben Individuums verhalten würden.

Wenn aber der Pollen einer Pflanze auf den Griffel einer anderen übergeführt wird, ist es klar, daß, besonders wenn die Individuen verschiedenen Linien angehören, neue intrazelluläre, exoplastide Bedingungen für die Chlorophyllbildung geschaffen werden können. Man kennt ja z. B. Merkmale, die nur in einem heterozygotischen Individuum bestehen können[1]). Es kann daher sehr wohl eintreffen, daß die eigentümlichen Resultate bei der Kombination *chlorina* ♀ + weiß ♂, und ♀ weiß + ♂ grün (Correns

1) Miß Saunders (s. Johannsen, 1909, S. 392) hat gefunden, daß Filzhaarigkeit drei zusammentreffende selbständige Faktoren fordert; zwei sind zudem für Saftfärbung nötig.

1909) ihren Grund in ähnlichem Zusammentreffen und neugeschaffenen plasmatischen Bedingungen haben. Man wird hieraus auch entnehmen können, daß die Versuche Correns' allzu spärlich sind, um theoretischen Spekulationen als Unterlage zu dienen.

Wie vieldeutige und mannigfaltige Resultate Versuche mit die erbliche Chlorose zeigenden Sippen aufweisen können, geht aus den fast gleichzeitig mit der ersten Mitteilung Correns' publizierten Untersuchungen E. Baurs hervor.

Baur hat in seiner interessanten Arbeit (1909) gezeigt, daß die von ihm studierten „Varietates albomarginatae hort." von *Pelargonium zonale* Periklinalchimären sind, und er hat, um ihre eigentümlichen Vererbungsverhältnisse zu verstehen, die Hypothese aufgestellt, daß „die befruchtete Eizelle, die entstanden ist durch Vereinigung einer „grünen" mit einer „weißen" Sexualzelle, zweierlei Chromatophoren enthält, grüne und weiße. Bei den Zellteilungen der zum Embryo auswachsenden Eizelle verteilen sich die Chromatophoren ganz nach Zufallsgesetzen auf die Tochterzellen". In dieser Weise will er die Mosaik der Blätter erklären. Es kann bemerkt werden, daß, nachdem Lidforss (1909) ergrünende Pollenschläuche entdeckte, die Baursche Hypothese an Wahrscheinlichkeit gewonnen hat.

Jedoch kann ich nicht glauben, daß sie auf die Corrensschen Versuchsergebnisse paßt. Es ist sehr wohl möglich, was Correns (a. a. O. 1909b, S. 340) entgegenzuhalten ist, daß zwei Objekte sich in diesem Punkt verschieden verhalten können, darauf deuten die Versuchsergebnisse hin. Umso mehr sind von künftigen Untersuchungen wichtige Entdeckungen zu erwarten.

Baur nimmt an, daß der einzige erkennbare Unterschied zwischen den weißen Zellen und den grünen Zellen wohl auf der Farbe der Chromatophoren beruht.

Correns äußert sich entschiedener und stellt „einfach den Kern dem übrigen Zellinhalt gegenüber" (a. a. O. 1909 b, S. 333, Anmerkung).

Wir haben oben die unzureichende Begründung der Corrensschen Prämissen und Folgerungen nachgewiesen. Wenn man unsere übrigen physiologischen Kenntnisse mit in Betracht zieht, wird es völlig unverständlich, warum die Chlorophyllbildung begünstigenden Eigenschaften von zwei Kernen (denn auch der Eizellkern soll „gesund" sein) nur in einem Falle über die chlorophyllzerstörenden Eigenschaften des Plasmas einer Zelle (der Eizelle) dominieren sollte.

Jede Analogie fehlt für die Annahme eines solchen Antagonismus zwischen Kern und Plasma, wie Correns ihn annimmt. Warum wird in der Tat nicht jede chlorophyllbildende Fähigkeit in der unbefruchteten Eizelle völlig vernichtet, wenn nur ein gesunder Kern dort ist?

Es wäre wenig angezeigt, an Stelle der Correnssehen Auffassung eine andere Hypothese zu setzen. Allgemein physiologisch gesehen scheint es aber viel natürlicher zu sein, wie oben die Chlorose als einen Zustand, der nur bei konstanter Qualität der Zelle konstant ist, anzusehen. Durch Kreuzung können neue intrazelluläre Bedingungen für die Chlorophyllbildung hergestellt werden, oder sie können auch natürlich dieselben bleiben (s. oben).

Verschiedene Punkte in den Mitteilungen Correns' verlangen auch Aufklärung. So, ob „weiße" Blüten wirklich chlorophyllfreie Samenanlagen und Eizellen enthalten (vgl. Versuch B. 1909 b). Desgleichen, ob keine Plastiden in dem Pollenschlauch vorkommen und bei der Befruchtung in die Eizelle gelangen, u. a. m. Die Vermutung, daß das Plasma der Pollenkörner in weißen Blüten „weißkrank" ist (1909 b, S. 337, Anm.), scheint ziemlich unzureichend begründet zu sein.

Wir müssen also schließen, daß die Folgerung Correns', daß (bei der Vererbung) „bei *Mirabilis Jalapa albomaculata* der Kern der männlichen Keimzelle allein und nicht auch ihr Plasma wirksam ist", unbewiesen ist.

Zugleich muß man sich entschieden gegen die allgemeine Formulierung der Schlußfolgerung Correns' reservieren. Die Ausführungen Correns' bezogen sich auf eine einzige „Eigenschaft"!

Die Bemerkung Correns', daß der Kern „eine andere Eigenschaft überträgt, als sein Plasma besitzt" (bei *Mirabilis Jalapa albom.*), ist dunkel, denn daß der Kern mit dem Plasma identisch wäre, behauptet wohl niemand. Dagegen ist es selbstverständlich, daß dem Kern die Fähigkeit, Chlorophyll direkt zu produzieren, abgeht.

Im Zusammenhang hiermit sei bemerkt, daß, wie schon oben angedeutet, die Plastiden eine Sonderstellung in dem Zellenbetrieb einnehmen, und daß daher die Eigenschaften, die an dieselben gebunden sind, nicht auf dieselbe Linie mit denjenigen Fähigkeiten der Zelle, die wir gewöhnt sind, „Merkmale" zu nennen, m. a. W. den mendelnden Eigenschaften, zu stellen sind. Die Plastiden teilen sich unabhängig von dem Kern und werden bei der Zellteilung

nach Zufall den beiden Tochterzellen beigegeben. Ferner vermißt man sie in gewissen Zellen, und jedenfalls ist es zweifelhaft, ob sie immer in dem Pollenschlauch vorkommen, und in keinem Falle nachgewiesen, ob Leukoplasten bei der Befruchtung in die Eizelle übergeführt werden. Deshalb verhalten sich Eigenschaften, die an Plastiden gebunden sind, nicht wie gewöhnliche Merkmalspaare bei Bastardierung und Spaltung der Bastarde. Daß aber in einigen Fällen ein typisches Mendeln stattfindet, zeigt, daß die Farbe der Chromatophoren wenigstens in diesen Fällen auch von dem Zustand des Plasmas und des Kerns abhängt[1]). Sicherlich sind der Zukunft noch manche interessanten und wichtigen Ergebnisse auf diesem fast unbearbeiteten Boden vorbehalten.

Wir sehen also, daß kein einziger Beweis für die Annahme existiert, daß der Zellkern allein, ohne ihm zugehöriges Plasma, alle Qualitäten einer Zelle (eines Organismus) bei der Fortpflanzung tragen und überführen kann. Dagegen sprechen sowohl Tatsachen wie allgemeine physiologische Erwägungen für die Auffassung, daß Kern und Plasma für die Vererbung gleich wichtig sind, daß die Kausalketten der Anlagen-Eigenschaften sich sowohl über Kern wie Plasma erstrecken, daß eine Anlage gar kein morphologischer Körper zu sein braucht, sondern höchst wahrscheinlich nur ein Gemisch von Stoffen ist, die gesetzlich miteinander verkettet sind, und daß Gruppen von diesen auch sichtbare physikalische Strukturen bilden.

Damit ist nichts über die Möglichkeit ausgesagt, daß nicht die Vorgänge, die zur Entfaltung einer Anlage direkt führen, zuerst im Kern ausgelöst werden können, daß nicht im Kern Körper vorhanden seien, die in chemischer Weise gleichsam dirigierend oder richtend auf gewisse plasmatische Umsetzungen der Zelle wirkten. In der Tat spricht vieles für die Wahrscheinlichkeit einer solchen Möglichkeit. Wegen unserer mangelhaften Kenntnisse, die bisweilen nur ein intuitives Beurteilen erlauben, auch weil es über den Rahmen dieses Aufsatzes hinaus gehen würde, muß eine nähere Erörterung hier ausbleiben.

Es wäre aber weniger angezeigt, nach den in diesem Aufsatz schon entwickelten Anschauungen diese in dem Kern eventuell existierenden chemischen Körper eben wegen solcher Eigenschaften Träger von „Anlagen“ oder „Eigenschaften“ zu nennen.

---

1) Man vergl. hierzu das oben (S. 297 f.) über den vierten Argument O. Hertwigs Bemerkte.

Denn wenn gewisse Kernstoffe gewisse Umsetzungen im Plasma dirigieren, so bedeutet das, daß sie etwa bei ihrer Spaltung Produkte liefern, die in das Plasma hinaustreten und hier entweder schon vorhandene Vorgänge (enzymatisch) beschleunigen oder als wirkliche, ergänzende Glieder in Stoffwechselketten eintreten. Ohne Plasma können natürlich diese eventuellen Körper nichts zuwegebringen, denn an sich selber stellen der Kern und die in ihm stattfindenden Umsetzungen nur einen Teil der ganzen Wirkungskette Anlage-Eigenschaft dar, die ihre andere Hälfte in dem Plasma hat und hier in der fertigen, entfalteten Eigenschaft endet. Man erinnere sich auch, daß wir, wie oben gezeigt, nichts anderes wissen, als daß das Plasma individuell ist (S. 290). In einer chemischen Wirkungskette sind aber alle Glieder gleich wichtig und unentbehrlich. Wenn wir noch tiefer gehen wollten, würden wir auch in der Tat finden, daß die (hypothetischen) Vorgänge im Kern, die zur Bildung dirigierender Stoffe führen, ihrerseits durch Vorgänge im Plasma ausgelöst worden sind, die ihrerseits wieder durch extrazellulare Vorgänge, Bedingungen hervorgerufen worden sind.

Wenn wir aber gern den Kernstoffen und speziell den Nukleoproteiden eine Sonderstellung einräumen, so geschieht dies deshalb, weil sie die chemisch kompliziertesten Körper der Zelle sind, Körper, die das Resultat vieler Reaktionen und zusammengesetzter chemischer Gleichgewichte sind, und die deshalb, allgemein organisch betrachtet, eine gewisse höhere Wertigkeit besitzen. Mit dem Gesagten will ich mich hier begnügen.

Wir wiederholen also, was wir bereits im Anfang gesagt haben, daß ein isolierter Kern (wenn ein solcher nun erhältlich wäre), in ein fremdes Plasma gebracht, nicht viel ausrichten kann, wenigstens nicht in spezieller Hinsicht. Denn die vollständige Entfaltung der Anlagen fordert dieselben Reaktionsketten, dasselbe Milieu wie in der alten Zelle, von der er isoliert wurde. Aber wenn nur eine kleine Menge Pollenzellprotoplasma oder Spermatozytenplasma (was wohl in Wirklichkeit immer geschieht) mit dem Kern in die Eizelle übertritt, kann es sich hier fort und fort vermehren und so in nötiger Menge die der Zelle innewohnenden speziellen Fähigkeiten zur Entfaltung bringen.

Der Kern ist also nicht einziger Träger der erblichen Anlagen. Kern und Protoplasma zusammen (plus Plastiden) sind die stofflichen Grundlagen der Vererbung. —

Wir haben uns in unseren bisherigen Ausführungen streng an die eine Sache gehalten, die Hypothese von dem Kern als alleinigem Träger der erblichen Anlagen zu widerlegen. Wenn man aber die Arbeiten der Verteidiger dieser Auffassung liest, findet man verschiedene Unklarheiten und Abirrungen, die den Kern der Sache häufig trüben. Diese Unklarheiten hängen meistens damit zusammen und beruhen darauf, daß die Grundbegriffe Anlage und Eigenschaft keine genaue Präzisierung erhalten haben.

O. Hertwig sagt in seiner letzten Schrift (1909, S. 15): „Genau genommen bezeichnet man mit dem Wort Anlage in der Vererbungslehre doch nicht mehr als die unbekannte, in der Beschaffenheit der Erbmasse gelegene Ursache oder den unbekannten Grund für eine Erscheinung, welche im Verlauf des Entwicklungsprozesses in einer bestimmten Organisation des Entwicklungsproduktes mit Gesetzmäßigkeit zutage tritt.“ Gegen eine solche allgemeine Definition kann auch nichts eingewendet werden. O. Hertwig hält aber nicht lange an seiner Definition fest, nach und nach folgen Einschränkungen, die wegen ihrer unsicheren Begründung und hypothetischen Natur den Anlagebegriff verdunkeln.

Die erste fehlerhafte Einschränkung des Begriffs macht O. Hertwig, indem er ihn mit der Bioblastenhypothese kombiniert. Diese Kombination ist ein Ausschlag des so natürlichen Triebes, jedes Merkmal „mit einem bestimmten materiellen Substrat in Verbindung zu setzen“. Die meisten Vererbungstheoretiker sind aber diesem Triebe zum Opfer gefallen.

Falsch ist es, das Vererbungsproblem, wie Fick (1906) und nach ihm O. Hertwig (1909) es tun, nur für ein „Lokalisationsproblem“ zu halten und ich kann O. Hertwig keineswegs beistimmen, wenn er von Vererbung als einer besonderen Funktion der Zelle redet und nach dem Organ dieser Funktion sucht (S. 47). In Zusammenhang hiermit steht die Behauptung O. Hertwigs, daß „eine ganze Reihe von Zellbestandteilen nicht Träger vererbbarer Anlagen sein können“ (S. 48). Diese Auffassung beruht wohl unter anderem auf der scharfen Sonderung zwischen den Begriffen Anlage und Eigenschaft, die man macht, einem Verfahren, zu dem kein Anlaß vorliegt, und auf eine Vermischung der Begriffe Qualität und Quantität der Zellbestandteile. Hier sind auch zu nennen die Fehlschlüsse, die man gemacht hat, indem man die erstgenannte Begriffssonderung als Basis für verschiedene Deduktionen gebraucht hat (siehe z. B. Boveri 1904 und 1907). Wir

wollen alles dies nicht näher besprechen, unsere obige Beurteilung ist aber die Konsequenz der in diesem Aufsatz kurz entwickelten Anschauungen.

Es scheint mir an dieser Stelle geboten, darauf hinzuweisen, daß in der Tat die Auffassung, die in den Schriften O. Hertwigs, Boveris u. a. verteidigt wird, häufig von den hier entwickelten Gedankengängen nicht so sehr zu differieren scheint, wie man geneigt wäre zu glauben. Der leichteren Bewältigung des Stoffes halber habe ich den Hauptsatz der erwähnten Forscher herausgegriffen und gezeigt, daß er unhaltbar ist und in scharfem Gegensatz zu einer allgemeinen, physiologischen Auffassung steht. Nun spricht O. Hertwig in seiner letzten Arbeit von dem Kern als dem „hauptsächlichen Träger der vererbbaren Anlagen", ja er ist auch willens, „neben der Vererbung durch den Kern auch noch von einer Vererbung durch das Protoplasma" zu sprechen. Ebenso sagt Th. Boveri (1907): „Wenn unter der Vererbungsfrage die Frage verstanden wird, welche im Ei gegebenen Faktoren zusammenwirken müssen, damit ein neues Individuum von gleicher Art entsteht wie das elterliche, so ist es selbstverständlich, daß diese Faktoren jedenfalls zum einen Teil im Protoplasma liegen." Jedoch zeigen die Ausführungen beider Autoren, daß das Grundthema noch dasselbe ist, das wir angegriffen haben, oder sie arbeiten mit unzureichend begründeten Grundbegriffen. — In den Betrachtungen, die O. Hertwig im Anschluß an das obige Zitat anstellt, schließt er sich den Ansichten de Vries' (1889) an und glaubt dadurch „den scharfen Gegensatz, der anscheinend durch die Idioplasmatheorie zwischen Kernsubstanz und Protoplasma geschaffen worden ist", ausgeglichen zu haben. Auf die Hypothese de Vries' ist hier nicht der Ort einzugehen, es sei aber bemerkt, daß seine Annahme, daß „Überlieferung eines Charakters und seine Entwicklung verschiedene Vermögen sind", daß „die Überlieferung die Funktion des Kerns, die Entwicklung die Aufgabe des Protoplasmas ist", nicht haltbar ist (man vgl. das oben S. 298 Gesagte)[1].

---

1) Einem aufmerksamen Leser wird es nicht entgehen, daß dieser Punkt, oder allgemein die Auffassung, daß die Anlage sich im Kern befände, die Eigenschaft sich im Plasma entwickele, Berührungspunkte mit der oben (S. 308) angedeuteten Möglichkeit hat. Denn die „fertige Eigenschaft" befindet sich meistens im Plasma (S. 290, 298) und es ist, wie zuvor angedeutet wurde, nicht unwahrscheinlich, daß der Kern Stoffe enthält, die als Anfangsglieder der Kausalkette Anlage-Eigenschaft (vgl. S. 298, 308) anzusehen sind. Es ist aber, wie zuvor gesagt, unzulässig, die etwaigen Anfangsglieder „Vererbungsträger" zu nennen. Man vergleiche besonders die Angaben auf S. 297 f. u. 308 f.

II.

Wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, haben mehrere Forscher letzterer Zeit ihre Aufmerksamkeit gewissen geformten Bildungen in dem Protoplasma zugewendet. Besonders dank den Untersuchungen an tierischen Objekten hat sich allmählich eine beträchtliche Menge Angaben über solche Strukturen angesammelt, und man hat sie natürlich auch in theoretischer Hinsicht zu verwerten versucht.

Morphologisch betrachtet zeigen sich Plasmastrukturen bei Tieren in mannigfaltigen Gestalten, die jedoch, wie es scheint, häufig recht konstant sind. Es kann natürlich nicht in Frage kommen, auf die reiche Literatur im einzelnen einzugehen[1]). Es leuchtet ein, daß diese Strukturen von Morphologen nach ihrem Aussehen, ihrem Habitus benannt und klassifiziert worden sind, während die Physiologen sofort an ihre etwaige Funktion gedacht haben.

In erster Linie sind also zu nennen: Mitochondrien, Chondriokonten (diese beiden von Meves (1908) unter der Benennung Chondriosomen zusammengefaßt). Pseudochromosomen, Zentralkapseln (siehe Heidenhain 1900), Trophospongien (Holmgren 1901, 1907), apparato reticolare (Golgi 1898).

Andererseits hat R. Goldschmidt alle diese Dinge unter einen einheitlichen physiologischen Gesichtspunkt zu bringen gesucht. Desgleichen Popoff und Arnold.

Physiologischerseits sind ähnliche Strukturen und Bildungen von R. Hertwig (1902, wo seine früheren Untersuchungen erwähnt) bei Protozoen beobachtet und von ihm im Hinblick auf ihre hypothetische Herkunft mit dem Namen Chromidium (Chromidialsubstanz, Chromidialapparat) belegt worden. Seitdem sind Chromidien u. a. von Goldschmidt (1904, 1909) bei Metazoen, Popoff (1907, 1908), Moroff (1909), Dobell (1909) beschrieben worden. R. Hertwig, Goldschmidt, Popoff u. a. nehmen bekanntlich an, daß der Chromidialapparat (dem sie die Mitrochondrien usw. gleichstellen; vgl. oben) nuklearen Ursprungs ist, daß Beziehungen zwischen der Kernplasmarelation und Chromidialmenge bestehen (s. R. Hertwig 1907, 1908, Popoff 1908), oder daß die Menge der Chromidialsubstanz mit

1) Literaturangaben findet man bei Benda (1902), Goldschmidt (1904/1905, 1909), Meves (1908).

der Intensität der Zelltätigkeit zunimmt (Goldschmidt 1904/1905), daß „die Bildung von Chromidien eine Eigentümlichkeit aller stark funktionierenden Zellen sei“ (R. Hertwig 1907, S. 23). Ich kann hier nicht auf eine Besprechung der zwei letzteren Anschauungen eingehen. Es scheint mir auch, daß alles, sowohl Tatsachen wie Begriffe, so im Fluß sind, daß es schwer ist, die einzelnen Gesichtspunkte zu rechtfertigen. Ebenso wenig kann hier auf die Annahme vegetativer und generativer Chromidien (Schaudinn, Goldschmidt a. a. O.) eingegangen werden, da heute noch das experimentelle Material sehr spärlich[1]) ist (siehe R. Hertwig 1907).

Was die Annahme eines nuklearen Ursprungs der Chromidien der Metazoen betrifft, so werden wir nachher Gelegenheit haben, auf sie zurückzukommen.

Es leuchtet von vornherein ein, daß man beim Anblick dieser sonderbaren, wechselnden Bildungen gefragt hat: welche Funktion in dem Zelleben üben sie aus? Das Experiment, das das einzige ist, was hierüber hat entscheiden können, ist jedoch nur spärlich benutzt worden, um diese Frage zu beantworten. Nur die Untersuchungen R. Hertwigs und Goldschmidts bilden einen Anfang auf dem rechten Wege. Natürlich ist es aber außerordentlich schwierig, diese Strukturen direkt experimentell anzugreifen.

Goldschmidt hat gefunden, daß der Gehalt an Chromidium mit der Funktionsintensität der Zelle bei *Ascaris* zunimmt. Hiergegen kann nichts eingewendet werden. Dagegen müssen Verallgemeinerungen dieses Ergebnisses sehr vorsichtig aufgenommen werden (siehe unten S. 324).

Nebst R. Hertwig nimmt nun Goldschmidt auch an, daß das Chromidium von dem Chromatin des Zellkerns stammt und von da aus regeneriert wird, und er homologisiert den Chromidialapparat mit dem Makronukleus der Infusorien (siehe auch Hertwig 1907). Dabei stützt er sich ausschließlich auf morphologische Befunde, die allerdings eine solche Annahme zu stützen scheinen, aber eigentlich nichts Entscheidendes bringen oder gar bringen können.

Daß die Chromidien vorzugsweise um den Kern herum gelagert sind und sich sogar der Kernmembran anschmiegen, wie einige der Goldschmidtschen Figuren zeigen (a. a. O. 1904, siehe auch 1909, S. 109), braucht nicht notwendigerweise zu bedeuten, daß „es sich um Chromatinpartikel handelt, die aus dem Kern aus-

---

1) In einer demnächst erscheinenden Arbeit über die Morphologie und Mechanik der Kern- und Zellteilung werde ich näher auf die erwähnten Anschauungen eingehen.

treten und für die Bildung der Chromidien wesentlich sind", wie Goldschmidt (1904) sagt.

Die Zellenphysiologie bringt uns viele Beispiele einer Anziehung verschiedenwertiger, geformter Zellenbestandteile, ohne daß es sich um solch eine enge Kausalität handelt. So haben u. a. Korschelt (1887, 1889) und Haberlandt (1887) gefunden, daß der Kern vorzugsweise an dem Ort stärkster Umsetzung innerhalb der Zelle gelagert ist, Berthold (1886) erwähnt viele Beispiele ähnlicher symmetrischer Plazierung der Chloroplasten, und daß die Leukoplasten häufig um den Kern gelagert sind oder so durch die Einwirkung des Fixierungsmittels plaziert werden, werden wir unten sehen. Auch kennen wir Fälle von Anziehungen zwischen Kernen oder ganzen Zellen. Solches beruht auf Chemotaxis; zwei Körper ziehen sich chemotaktisch an, wenn sie irgendwelche stoffliche Beziehungen zueinander haben, wenn der eine Körper z. B. einen Stoff absondert, der von dem andern absorbiert und verarbeitet wird.

Die eigentümliche Plazierung der Chromidien kann also auch so gedeutet werden, daß sie Körper sind, die in Stoffaustausch mit dem Kern stehen. Worin diese Beziehungen bestehen, kann natürlich nur experimentell ermittelt werden.

In seinem letzten Aufsatze (1909) glaubt Goldschmidt einige einwandsfreie Beweise für den nuklearen Ursprung der Chromidien zusammengebracht zu haben. Er erwähnt so Angaben und Abbildungen in den Arbeiten von R. Hertwig (1908), Popoff (1906), Goldschmidt und Popoff (1907), Wassilieff (1907), Buchner (1909) und Moroff (1909).

Nun, alle diese neueren Befunde und auch die meisten älteren Angaben über Chromatinaustritt beziehen sich auf topographische Verhältnisse in fixierten Präparaten.

Zunächst sei hervorgehoben, daß man sich nur sehr vorsichtig über die Naturtreue der Strukturbilder in fixierten Präparaten äußern darf. Unsere eigenen im zweiten Teil dieser Arbeit angeführten Untersuchungen beweisen dies auf eklatanteste Weise[1]).

---

1) Duesberg (1910, S. 651, Anm. 1) bemerkt auch, daß unter den Präparationen Popoffs, „seules celles qui ont été traitées par le liquide de Petrunkewitsch, fixateur que mon expérience personnelle me porte à considérer comme très médiocre et doné d'un pouvoir réctractant considérable, montrent des rapports intimes entre les ‚chromidies' et le contenue du noyau", während „ses figures 109 à 113 et 114 à 116 qui reproduisent des préparations à la méthode de Sjövall et à la méthode de Knopsch (1902), méthodes que je ne connais pas personnellement, mais qui paraissent convenir pour la mise en évidence des éléments mitochondriaux, ne montrent rien de semblable".

Außerdem sei bemerkt, daß Albrecht (1902) kurz mitgeteilt hat, daß experimentell hervorgerufene „chemische Artefakte“, systematisch verwendet, manche Erscheinungen in fixierten Objekten erklären können. So nennt er „flaschenförmige Ausziehung des Nukleolus und Einfließen seiner Substanz in die Kernoberfläche“, „reichliche Erzeugung von Kernsprossungen“, „Bildung oberflächlicher Chromatinausfällungen“ usw. Hieran sei gelegentlich solcher Bilder wie der z. B. von Goldschmidt (1909) in seiner Textfigur C reproduzierten erinnert.

Aber auch gesetzt den Fall, daß diese örtlichen Verhältnisse (z. B. in den Figuren Goldschmidts 1904, Jörgensens 1910) auch im Leben vorkommen, so können sie doch nicht das beweisen, was Goldschmidt u. a. wollen. Schon oben haben wir eine viel natürlichere Erklärung ähnlicher Lagebeziehungen angedeutet. Im folgenden werden wir die Unvereinbarkeit der Chromidiumbildungshypothese mit physiologischen Tatsachen nachweisen.

Von chemischen und physikalischen Gesichtspunkten aus muß es als an und für sich recht unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß echtes Chromatin (also Nukleoproteide usw.) aus dem von einer Membran umgebenen Kern heraustreten und selbständige Körper im Plasma bilden könnte. Besonders gilt dies für trophisch funktionierende Zellen. In Muskelzellen, wie bei *Ascaris* in Tetanus (Goldschmidt 1904), ließe es sich vielleicht denken, daß Chromatinpartikel rein mechanisch herausgeschleudert werden könnten.

Andernfalls kann ein Heraustreten von Chromatintröpfchen nur eintreffen, wenn eine Repulsion zwischen Partikel und Kern (durch chemische Veränderungen hervorgerufen), oder eine Anziehung zwischen Chromatin und Plasma herrscht[1]), die die mechanischen und kapillaren Widerstände bei der Membran überwinden kann.

Wir wissen aus Erfahrungen bei abnormer Kernteilung, daß ins Plasma isolierte Chromosomen oder Kernfragmente Kleinkerne bilden, d. h. teilweise aufgelöst (vakuolisiert) werden und sich mit einer Membran umgeben[2]).

Sind die Zwergkerne hinreichend klein, so degenerieren sie allmählich. In der normalen Anaphase bei gewissen Tieren bilden die Chromosomen Teilkerne, die nachher verschmelzen (Karyomeren).

---

1) Beide Vorgänge wohl praktisch gleichzeitig.

2) Aus der Literatur greife ich heraus: Juel (1897), Häcker (1900), Němec (1904), Strasburger (1907), Schiller (1908), Rosenberg (1909).

Solche Zwergkerne entstehen nur, wenn die alte Kernmembran aufgelöst ist, und das Phänomen beruht auf mangelnder Anziehung zwischen den isolierten Kernteilen. Das Charakteristische für das morphologische Verhalten dieser Bildungen ist, daß sie immer rund sind und eine vakuolige, kernähnliche Struktur haben (siehe z. B. unsere Taf. VII, Fig. 17).

Außerdem können Kleinkerne durch Fragmentierung ruhender Kerne entstehen, aber nur pathologisch. Sie erhalten auch dann die ebenerwähnte Struktur (vgl. unsere Taf. VI, Fig. 2, 5). Das Phänomen beruht wohl in diesen Fällen auf plötzlicher Änderung der Grenzflächenspannung zwischen Kern und Protoplasma (vgl. zweiten Teil).

Was nun das Aussehen der Chromidien betrifft, so gleichen sie nicht den Klein- oder Zwergkernen. Sie sind meistens körnchen-, stäbchen- oder wurstartig.

Eine Chromatinmasse, die in das Protoplasma kommt, wird hydrolysiert, chemisch aufgelöst. Eben daher wird sie zu einem Zwergkern, ehe sie verschwindet, ebenso wie der normale Kern durch Vakuolisierung der zusammengehäuften Tochterchromosomen entsteht. Jede Protoplasmapartikel und jede Kernpartikel ist einer allmählichen Spaltung (Hydrolyse, Autolyse) unterworfen, die nur durch stetige Regeneration kompensiert oder überkompensiert werden kann. Die Regeneration oder Synthese von chromatischer Substanz (Nukleoproteiden usw.) kann erfahrungsgemäß nur im Kern geschehen. Daß Zwergkerne im allgemeinen dem Untergang geweiht sind, beruht wohl darauf, daß der Quotient Oberfläche zu Volumen eine zu große Zahl ist.

Auch die Chromidien zeigen Auflösungserscheinungen, jedoch kann eine solche Übereinstimmung nicht viel bedeuten (vgl. S. 323).

Wenn normalenfalls aus ruhenden (membranumgebenen) Kernen Chromatintröpfchen von innen nach außen in das Protoplasma auswanderten, müßte erstens die Membran (wenn nun eine solche existiert, was wohl meistens wahrscheinlich ist) lokal aufgelöst oder zerrissen werden, zweitens die Grenzflächenspannung ebenfalls lokal erniedrigt werden. Was eine lokale Auflösung oder Zerreißung der Membran angeht, so ist etwas Ähnliches meines Wissens nie an runden, ruhenden Kernen beobachtet worden. Korschelt gibt jedoch an (1887, 1889), daß an den pseudopodienähnlichen Fortsätzen gewisser tierischer Sekretzellen die scharfe Begrenzung, die der Kern sonst zeigt, mehr oder weniger vollständig fehlen soll.

Dieser Punkt ist jedoch weniger wichtig, da wohl eine Freimachung von Chromatinteilen sich am wahrscheinlichsten wie ein Abschnürungsvorgang von Pseudopodien denken ließe.

Eine lokale Erniedrigung der Oberflächenspannung des Kerns würde unfehlbar in der Entstehung eines Pseudopodiums resultieren. In diesem Falle würde ein solcher Vorgang unterstützt werden durch die chemotaktische Anziehung zwischen Plasma und Chromatin, die wohl besteht, der vorzugsweisen Lagerung der Prochromosomen, Spiremschlingen usw. an der Kernoberfläche nach zu urteilen.

Damit die solcherweise in den Ausbuchtungen der Kernperipherie liegenden Kernteile frei würden, wäre es notwendig, daß die physikalische Konsistenz der Pseudopodien so verändert würde, daß die Flüssigkeitssäule des Pseudopodiums in labiles Gleichgewicht geriete, um dann in Tröpfchen zu zerfallen. Dieser letztere Vorgang braucht nur als Fortsetzung der pseudopodienbildenden Prozesse gedacht werden.

Ist nun ein solcher Freimachungsvorgang von kleinen Teilen einer tropfenähnlichen, lebenden Masse in der Natur beobachtet worden? Ja, bei Rhizopoden hat man einen ähnlichen Zerfall von Pseudopodien gesehen, aber nur unter anormalen Bedingungen, wie bei Erschütterung, Sauerstoffmangel, elektrischer Reizung. Bei Kernen ist aber etwas Ähnliches meines Wissens niemals beobachtet worden, sowohl unter normalen wie abnormen Bedingungen.

Pseudopodienbildungen von der Kernoberfläche aus hat man recht häufig gesehen. Meistens sind sie nur breit und stumpf, so daß der ganze Kern ein gelapptes Aussehen annimmt, bisweilen sind sie aber zart und dünn und setzen sich nur mit kleiner Basis an der Oberfläche an. Ich verweise auf die Abbildungen van Bambekes (1897) und Korschelts (1887, 1889 [auch Korschelt und Heider, Lehrb. d. vgl. Entwicklgs.-Gesch., I, S. 361, Fig. 218]). In solchen Fällen glaubt man auch während der Entwicklung des Eies verschiedener Insekten und Amphibien nachgewiesen zu haben, wie knospenartige kleine Teile vom Keimbläschen sich loslösen und im Ooplasma verteilen sollen [1]). Diese losgelösten Teile sollen dann zum Aufbau des Dotters usw. dienen.

---

1) Literaturangaben findet man bei Korschelt und Heider, (a. a. O., S. 258, 268). Es scheint aber nach diesen Verfassern, als ob diese Angaben zum Teil recht zweifelhaft wären.

Der von uns geschilderte Vorgang wäre nun der einzig denkbare Verlauf, wenn es sich um Hinübertreten von Chromatintröpfchen in das Protoplasma handelte (sofern sie nicht mechanisch herausgeschleudert werden, vgl. S. 315). Gegen die soeben erwähnten Angaben über nach Pseudopodienbildung folgende knospenartige Abtrennung größerer oder kleinerer Bruchstücke des Keimbläschens des unreifen Eies kann daher vom allgemeinen physiologischen Gesichtspunkt aus nichts eingewendet werden. Die freigemachten Kernteile (Chromatinkörner usw.) sollen nach den Autoren in Zusammenhang mit dem Anwachsen des Dotters verschwinden, was mit unseren obigen Auseinandersetzungen in Einklang steht. Diese Angaben können daher nicht für die Chromidienlehre in Betracht kommen.

Wie verhält es sich nun aber in den von Goldschmidt und anderen Verfassern herangezogenen Fällen? Die Abbildungen der Verfasser geben keine Anhaltspunkte für die Annahme eines nuklearen Ursprungs der Chromidien. Man kann in den Figuren keine Spur von Pseudopodienbildung entdecken. Der Kern ist rund, und die Kernmembran besitzt keine Ausbuchtungen, die auf ein Auswärtsstreben der Chromatinteile deuten könnten. Ein Austreten von Chromatin wäre unter den in den Figuren gegebenen Bedingungen völlig unverständlich.

Die natürliche Erklärung der erwähnten Lagerungsverhältnisse der Chromidien würde nach dem oben mitgeteilten die sein, daß diese durch irgendwelche Absonderungs- oder Umsetzungsprodukte in stofflicher Beziehung zu dem Kern stehen; daß sie also chemotaktisch an den Kern gezogen werden. Daneben kann, wie oben ebenfalls erwähnt, die Fixierung an vielen dieser Umlagerungen Schuld sein.

Sehr interessante und instruktive Beispiele an ähnlichen Verlagerungen, Lagebeziehungen und Deformationen im Leben anders gestalteter Körper werden wir in dem zweiten Teil dieser Arbeit in den Wurzelmeristemzellen bei *Vicia faba* finden. —

Popoff (1908, S. 364f.) denkt sich die Freimachung von chromatischer Substanz (in der Synapsis) folgendermaßen. Der Kern kommt durch die starke Flüssigkeitsaufnahme in diesem Stadium „allmählich in einen prallgefüllten Zustand. Die Kernmembran wird dadurch außerordentlich stark gedehnt.“ „Die stark gedehnte Kernmembran wird nicht mehr dem inneren Druck Widerstand

leisten können. An den nachgiebigsten Stellen werden sich kleine Risse bilden, durch welche die unter hohem Druck stehende Kernflüssigkeit nach außen entweichen wird“ usw. Demgegenüber läßt sich folgendes einwenden. Die Kernmembran ist höchst wahrscheinlich eine sog. Niederschlagsmembran oder eine Grenzflächenhaut; wenn also etwaige Risse entstehen würden, würde sofort neue Membran gebildet werden (etwa wie bei der Regeneration der Plasmahaut)[1]. Denn in der Synapsis haben nicht die membranauflösenden Tendenzen, die die Metaphase einleiten, die Oberhand gewonnen. Also können keine „Risse“ entstehen (man vgl. die Dehnbarkeit der Haut bei Pseudopodienbildung und Fragmentation). Ferner hat die Kernflüssigkeit Oberflächenspannung, was ein diffuses Herausströmen unmöglich macht.

Alle Erfahrung spricht gegen die Annahme einer stark „gespannten“ Kernhaut. Mit einer solchen Annahme als Ausgangspunkt würden Goldschmidt und seine Anhänger, Popoff, Tischler, Derschau (siehe unten) die Chromatinaustritthypothese verteidigen können. Denn wenn man annimmt, daß die Kernmembran gleich einer elastischen Haut so stark gespannt wäre, daß ihr Druck auf die Kernflüssigkeit die Oberflächenspannung lokal überwinden könnte, m. a. W., wenn sich der Kern wie ein gespannter, mit Flüssigkeit gefüllter Gummiball verhielte, so ist es selbstverständlich, daß bei kleinen „Rissen“ oder „Löchern“ in der Membran die Kernflüssigkeit in kleinen Tröpfchen nach außen entweichen würde, sodaß also solche Bilder entständen, wie man sie bei den zitierten Autoren findet.

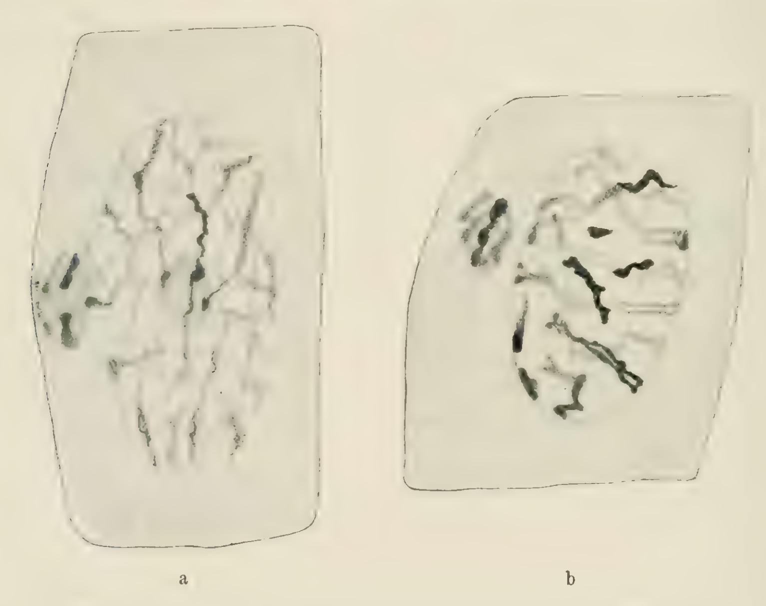
Nun ist es aber unrichtig, den Kern mit einem Gummiball zu vergleichen, die Kernmembran als sehr gespannt und elastisch anzunehmen. Jedenfalls können meines Wissens keine positiven Beweise für eine solche Auffassung vorgeführt werden. Abgesehen davon, daß einige Forscher keine Kernmembran annehmen, wie Pfitzner (1881), Retzius (1881), Metzner (1894), Albrecht (1903), spricht im Gegenteil alles dafür, daß in den Fällen, wo eine solche wirklich existiert, diese als eine weiche, nachgiebige, halbflüssige Schicht aufgefaßt werden muß[2]. Ich erinnere nochmals an die mancherlei Gestaltsveränderungen des Kerns, die bei der

1) Unter gewissen Umständen ist jedoch ein Platzen der Kernmembran und Austreten des Kerninhalts observiert worden (unter Einwirkung von Reagentien und auch bisweilen normal, wie z. B. im tierischen Ei).

2) Ausgenommen in einigen speziellen Fällen, vgl. Anm. 1.

Annahme einer gespannten Haut unverständlich sind. Aller Wahrscheinlichkeit nach kann man die Kernmembran auf dieselbe Stufe mit den Niederschlagsmembranen Traubes oder den Peptonhäuten Metcalfs stellen.

In seiner letzten Arbeit (1909) teilt Goldschmidt ein paar Figuren nach Jörgensen mit, die er als „wohl das glänzendste Beispiel, das mir bisher zu Gesicht gekommen ist" bezeichnet (a. a. O. 1909, Textfig. B). Ähnliche Bilder, wie diese Jörgensens, habe ich in den Zellen der Wurzelspitze von *Allium cepa* gesehen. Sie sind in Textfig. 1 wiedergegeben. Solche Kerne, wie diejenigen in Textfigur 1 a, sieht man relativ häufig in den Präparaten. Die Ausstülpung kann durch die Fixierung hervorgerufen sein. Ähn-



Textfig. 1 a u. b. Zwei Zellen aus der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. Flemmings Fixierung. Safranin-Gentianviolett. $^{1}/_{16}$ Leitz.

liche Fälle seitlicher Deformationen des Kerns haben verschiedene Forscher beschrieben, und man hat sie zu den Fixierungsartefakten gezählt. Daß der Nukleolus in der Ausstülpung liegt, ist Zufall. In diesem Falle ist es aber auch möglich, daß der herausgeworfene Teil durch das Messer beim Schnitt mitgerissen wurde, weil er in einer der Schnittebenen lag. Man bekommt ja nicht selten Bilder mit durch den Messerschnitt deplazierten Chromosomen usw. Ich habe, weil alle reellen Anknüpfungspunkte fehlten, niemals die Auf-

fassung gehegt, daß es sich hier um einen normalen Chromatinaustritt handelte.

Etwas merkwürdiger ist jedoch die in Textfig. 1 b gezeichnete Zelle. Man vergleiche sie mit der nach Jörgensen reproduzierten, Goldschmidt 1909 Textfig. Bb! Wir sehen in Textfig. 1 b einen Kern in ziemlich frühem Spiremstadium. Links scheint die Membran an einer Stelle aufgelöst zu sein, jedenfalls ist sie nicht deutlich wahrnehmbar. Dieser Stelle gegenüber liegt im Protoplasma ein kleiner, spiremartiger Knäuel, an dem jedoch keine deutliche Membran zu unterscheiden ist. Alles macht also den Eindruck, als ob ein Teil der Spiremfäden im großen Kern in das Plasma hinübergetreten ist. Ich kann hinzufügen, daß es sich hier mit Sicherheit nicht um eine mechanische Herausreißung beim Schneiden handelt, denn der beobachtete kleine Knäuel lag etwa in der Medianebene des Schnittes. Wie diese merkwürdige Erscheinung entstanden ist, kann ich nicht sagen. Wichtig ist aber, daß ich unter zahlreichen normalen Präparaten, unter tausenden von Zellen, nur einen einzigen solchen Fall gesehen habe[1]). Nach den Angaben Goldschmidts scheint es, als wenn auch Jörgensen in seiner Praktik nur einem einzigen solchen Fall begegnet ist (a. a. O. 1909, S. 110). Ist nun gerade ein Ausnahmefall geeignet, das Zustandekommen einer als normal bezeichneten Zellerscheinung zu beleuchten, wenn man weiß, daß die Natur in großem Maßstabe operiert, und sich nicht viel um Mißglücktes bekümmert?

Ganz neulich ist eine Arbeit von Jörgensen erschienen, in der er unter einer großen Menge schöner Abbildungen einige Figuren hat, die einen Chromatinaustritt ganz besonders gut illustrieren sollen. Man wird seine Aufmerksamkeit den Figg. 47 bis 50 der erwähnten Arbeit zuwenden (a. a. O. 1910, Taf. XII). Von den Figuren 48—50 gilt dasselbe wie für die früher von anderen Autoren veröffentlichten. Sie können aus den oben angeführten Gründen nichts beweisen.

Um die schlechte Beweiskraft solcher „Anlagerungsbilder“ noch einmal zu zeigen, brauche ich nur auf meine eigenen Zeichnungen (Taf. VI—VIII) hinzuweisen. Sehen wir nicht in ihnen besonders

1) Die Präparate sind nämlich zwecks einer eingehenden Untersuchung über Kernteilung, die demnächst publiziert werden soll, angefertigt und folglich sehr genau gemustert worden. Ich habe dabei stets eigentümlich aussehende Zellen im Gedächtnis behalten. Die Jörgensenschen Figuren riefen in mir unwillkürlich die Erinnerung an eben die erwähnten Fälle wach.

schöne Fälle von Anlagerung chromatisch erscheinender Körper an die Kernmembran, und doch werden wir in dem zweiten Teil dieser Arbeit finden, daß es sich hier um durch verschiedene Mittel deformierte und deplazierte Leukoplasten handelt! Wir finden auch hier „an der Außenseite der Kernmembran, ihr dicht angelagert, lange wurstförmige, intensiv mit Safranin, Boraxkarmin und Eisenhämatoxylin sich färbende Gebilde“ (Jörgensen 1910, S. 179); man vergleiche im besonderen Textfig. 2 (S. 330) u. 3 (S. 334). In seiner Fig. 47, Taf. XII ist es Jörgensen gelungen, „eine Art Fortsetzung des außerhalb des Kerns liegenden Chromidialstranges in das Innere des Kerns festzustellen“. Es muß bemerkt werden, daß, wenn diese Angabe stichhaltig ist, Jörgensen etwas sehr Merkwürdiges entdeckt hat. Jedoch, wie weit kommt man mit einem Falle, wenn man nur fixiertes und gefärbtes Material benutzt. Nach unseren obigen Auseinandersetzungen muß es aber als sehr unwahrscheinlich betrachtet werden, daß ein wirklicher Chromatinaustritt unter in dieser Figur angegebenen Verhältnissen geschehen würde. Es ist vielleicht nicht ganz überflüssig, zu bemerken, daß es in der Tat sehr schwierig ist, zu konstatieren, ob eine der Kernmembran anliegende, gefärbte Schlinge wirklich nur anliegend ist, oder ob sie z. T. innerhalb des Kerns liegt. Ich habe dies wiederholt bei meinen Präparaten erfahren. Jedoch ist es mir gelungen, nachzuweisen, daß die Schlingen z. B. in den Textfig. 2 (S. 330) und 3 (S. 334) vollständig anliegen (in den Figuren sind mehrere Gesichtsfelder eingetragen, man lasse sich dadurch nicht verwirren! Daher sind neben den erwähnten Figuren schematisierte optische Querschnittbilder gezeichnet).

Auch von morphologischer Seite hat man sich gegen die Angaben über Chromatinaustritt unter den erwähnten Verhältnissen gewandt. Ich begnüge mich hier damit, auf die Arbeiten von Sjövall (1906), Veidovsky (1907), Meves (1908), Duesberg (1910), Dingler (1910) zu verweisen.

Nach alledem müssen wir also sagen, daß die Hertwig-Goldschmidtsche Chromatinaustrittshypothese keine reellen Stützen hat[1]).

1) Ich habe hier namentlich die Angaben über Metazoen im Auge. R. Hertwig und viele andere haben vornehmlich mit Protozoen gearbeitet. Die Verhältnisse sind hier viel komplizierter und es scheint sich häufig um ganz spezielle Erscheinungen zu handeln. So erinnere ich daran, daß nicht selten eine multiple Kernteilung in der Weise stattfindet, daß die alte Kernbegrenzung verschwindet, wobei das Chromatin in das Plasma zerstreut wird, um sich dann in vielen Anhäufungen wieder zu sammeln, welche Anlaß zu neuen Kernen geben. Es ist daher unzulässig, an Protozoen gewonnene Erfahrungen ohne weiteres auf die Metazoen zu übertragen.

Es existieren keine aufrecht zu erhaltenden Beweise für den nuklearen Ursprung der Chromidien der Metazoen. Die morphologischen Befunde haben wir besprochen, andere, chemische Belege für die Übereinstimmung der Chromidialsubstanz mit dem Chromatin des Zellkerns werden nicht angeführt (färberische Verhältnisse können nichts beweisen, vgl. Teil II).

Keineswegs will ich aber verschweigen, daß es, wie schon oben angedeutet, einen Punkt in dem Verhalten der Chromidien gibt, worin sie mit isolierten Chromatinmassen übereinstimmen. Goldschmidt (1904) sowie Goldschmidt und Popoff (1907) geben an, daß die Chromidien Auflösungserscheinungen zeigen. Sie degenerieren zuweilen, vakuolisieren sich und werden aufgelöst (Goldschmidt 1904, S. 55). Dasselbe tun, wie oben gesagt, isolierte Chromosomen und kleine Kernfragmente. Dennoch zeigen degenerierende Chromidien ganz andere Strukturverhältnisse wie autolysierte Chromatinhäufchen. Auch sind zahlreiche andere Fälle bekannt, in denen allerlei Zellstrukturen degenerieren, z. B. Chromatophoren (Tröndle 1907), wenn ihre Funktionen geschwächt werden, oder ein Mißverhältnis zwischen ihnen und dem Ernährungsleben der Zelle eintritt (man vergleiche die Auflösung der Stärke z. B.), davon berichtet häufig die allgemeine Physiologie. Daß nicht viel auf solche Analogien gebaut werden kann, geht schon aus den eigenen Untersuchungen Goldschmidts und Popoffs hervor. Diese sprechen nämlich (a. a. O. 1907) von „Identität des spongiösen Centrosoms von *Actinosphaerium* mit den Chromidien bei *Paludina* und *Helix*“ und führen hierfür u. a. den Beleg an, daß „beide sich nachträglich in Plasma auflösen“. —

Wenn wir oben darauf hingewiesen haben, daß der nukleare Ursprung der Chromidien in den erwähnten Fällen unbewiesen ist, so wollen wir doch keineswegs leugnen, daß für einige Fälle, wie für das wachsende Ei (vgl. S. 317)[1]), Angaben existieren, die auf reelle Knospungserscheinungen, bei denen kleine Stücke des Kerns abgetrennt werden, hindeuten[2]). Vielleicht wird es gelingen, Pseudopodienbildungen usw. in anderen Fällen nachzuweisen, es scheint aber weniger wahrscheinlich. Eine neue Schwierigkeit würde sich

1) In der neuen Arbeit Schaxels (1910) finde ich keine einwandfreien Beweise, keine Angaben über Pseudopodienbildung usw.

2) Einwandsfrei sind aber auch nicht viele dieser Angaben, und in keinem Falle ist nachgewiesen, daß die isolierten Kernteile „Chromidien“ bildeten.

dann noch dadurch eröffnen, daß die Identität der Kernknospen mit den isolierten „Chromidien" schwer zu beweisen wäre. Allem Anschein nach sind die unter dem Namen „Chromidium" beschriebenen Plasmaeinschlüsse außerordentlich mannigfaltige Dinge (vgl. unten S. 361). In den wenigen Fällen, wo wirkliche Abgabe von Kernsubstanz an das Plasma stattfindet, scheinen die freigemachten Teile zu verschwinden (zum Aufbau des Dotters zu dienen, wie die meisten Autoren annehmen).

Zu der von Goldschmidt entwickelten Lehre von den Chromidien muß im Hinblick auf die letzte Arbeit dieser Forscher folgendes bemerkt werden.

Mit Verallgemeinerungen ist immer, und nicht zum mindesten in der Biologie, sehr vorsichtig zu operieren. Goldschmidt sucht schon 1904 und noch entschiedener jetzt (1909) seine Befunde an *Ascaris*[1]) (s. oben) so zu generalisieren, daß sie für die ganze Organismenwelt gelten sollen. Er sagt so (a. a. O. 1909, S. 106): „Die Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen besagt ganz allgemein, daß alle lebhaften Stoffwechselvorgänge sowohl wie formativen Fähigkeiten der Zelle eingeleitet werden durch Austreten von Kernchromatin ins Plasma, wo dann das Chromatin entweder direkt durch chemische Umwandlung oder indirekt durch Lieferung der bei seinem Zerfall freiwerdenden Energie den betreffenden Stoffwechsel- oder formativen Vorgang ermöglicht".

Gegen das, was Goldschmidt wirklich gefunden hat, daß gewisse Plasmabestandteile bei *Ascaris* bei erhöhter Tätigkeit der Zellen vermehrt werden, soll nichts eingewendet werden. Alles übrige in dem zitierten Ausspruch ist unrichtig oder unbewiesen. Unbewiesen ist die Annahme von Chromatinaustritt, unrichtig ist die Verallgemeinerung des *Ascaris*-Befundes. Man muß mit aller Schärfe gegen eine solche Lehrenfabrikation opponieren, und zwar umso mehr, als es immer kritiklose Menschen gibt, die den rechten Wert solcher mit entschiedener Sprache hingestellten Thesen nicht aufzudecken vermögen.

Ich deutete schon vorher in diesem Aufsatze an, daß die erwähnten Protoplasmastrukturen von morphologischer Seite Gegenstand theoretischer Spekulationen gewesen sind, von ganz derselben Art wie die widerlegte Hypothese von dem Kern als Vererbungs-

1) E. Reichenow (1908) hat ähnliche Beobachtungen an dem Anurendarm gemacht.

träger. Es sind Benda, Meves und Duesberg, vornehmlich Meves, die in mehreren Arbeiten die Auffassung verteidigt haben, daß die Chondriosomen (Mitochondrien, Chondriokonten) „Träger von erblichen Eigenschaften“ neben dem Kern seien.

Oben haben wir an einigen Stellen eine allgemeine physiologische Betrachtungsweise über die Zelle benutzt, um uns eine sichere Basis bei unseren Ausführungen zu schaffen. Wir gingen also davon aus, daß Anlage und Eigenschaft keine scharf gesonderten Begriffe sind, sondern daß die Eigenschaft sich nur quantitativ von der Anlage unterscheidet, m. a. W., daß die Anlage eine chemisch-physikalische Wirkungskette ist, dessen Reaktionen praktisch stillstehen, daß die Entfaltung dieser Anlage durch eine Beschleunigung des Stoffumsatzes in derselben Wirkungskette bewirkt wird, und daß die „Eigenschaft“ eben durch das quantitative Auftreten von gewissen Produkten dieser Wirkungskette zustande kommt.

Wir erwähnten auch an einer Stelle, daß der Kern möglicherweise oder sogar wahrscheinlich Körper enthält, die wegen ihrer hohen Komplizierung bei Spaltung viele Produkte liefern, welche (in enzymatischer Weise oder durch gewöhnliche Umsetzungen) auf gewisse Reaktionen im Plasma wirken, m. a. W., daß die Entfaltung der Eigenschaft vielleicht zuerst im Kern beginnt. Wir bemerkten aber zugleich, daß nichts uns berechtigt, diese eventuell vorhandenen Körper (die wohl mit den Nukleoproteiden identisch wären) „Vererbungsträger“ zu nennen.

Wenn wir also den Titel „Vererbungsträger“ den Kernstoffen (dem Chromatin) versagen, versteht es sich von selbst, daß wir ihn auch nicht den Mevesschen Strukturen verleihen können.

Meves bemerkt in seiner letzten Arbeit (a. a. O. 1908): „Indem ich den Chondriosomen eine wichtige Rolle bei der Übertragung erblicher Eigenschaften zuschreibe, denke ich nicht daran, ihnen die vererbende Kraft allein zu vindizieren und sie dem Kern abzusprechen. Meine Meinung geht vielmehr dahin, daß die Vererbung durch Protoplasma und Kern zusammen bewirkt wird. Die Qualitäten des Kerns werden durch die Chromosomen übertragen, diejenigen des Plasmas durch die Chondriosomen.“

Unzweifelhaft ist Meves im vollen Rechte, wenn er nicht, wie die Verteidiger des „Vererbungsmonopols des Kerns“, dem Zytoplasma allen Anteil an der Vererbung abspricht, aber in seinem Eifer, die genannte Auffassung zu bekämpfen, schlägt er in das

entgegengesetzte Extrem hinüber und begeht dabei denselben Fehler wie seine Gegner.

Die Verteidiger der Hypothese von dem Kern als Vererbungsträger hatten jedoch verschiedene Gründe für ihre Auffassung, Gründe, die, wenn sie nun auch nicht haltbar waren, doch sinnreich an Zusammentreffen gewisser Umstände anknüpften.

Meves dagegen hat für seine Hypothese keine anderen Belege als das bloße Vorkommen von besonders geformten Strukturen in dem Protoplasma. In derselben Weise könnte man behaupten, daß die Plastiden der Pflanzenzelle „Vererbungsträger" des Protoplasmas wären. Meves' Hypothese fußt auf denselben unrichtigen und einseitigen Vorstellungen von der Konstitution der Zelle, die wir oben angegriffen haben.

Mit Vererbung meinen wir ja im allgemeinen das Verhältnis, daß die Abkömmlinge eines Individuums diesem in jeder Qualität ähneln[1]). Unter Fortpflanzung, welcher Begriff ja mit dem der Vererbung eng verknüpft ist, verstehen wir den Akt, durch welchen alle chemischen Eigentümlichkeiten einer Zelle, eines Individuums auf die Nachkommen der Zelle, des Individuums übertragen werden[2]).

Wie steht es nun mit dem Wort „Vererbungsträger"? Nach unseren eigenen Auseinandersetzungen muß dieses Wort als wenig geeignet betrachtet werden, denn es paßt schlecht zu den Begriffen, die wir von den „stofflichen Grundlagen der Vererbung" haben. Ich stimme Johannsen (1909) bei, daß es besser ist, dieses Wort zu vermeiden, zudem es ziemlich überflüssig erscheint. Denn bei dem jetzigen Stand der Biologie können wir unsere Vorstellungen von dem, was die sichtbaren Eigenschaften im Inneren der Zelle bedingt, nicht näher präzisieren, als daß die „Eigenschaft" das Resultat der Wirksamkeit einer chemisch-physikalischen Wirkungskette ist. Diejenigen, die ohne Berücksichtigung der allgemeinen Physiologie es versucht haben, dieses Etwas, das den Grund der Eigenschaft in sich trägt, näher zu bestimmen, sind in das tote

---

1) Daß Individuum und Vaterindividuum nicht kongruent oder nicht vergrößerte oder verkleinerte Kopien voneinander sind, beruht auf dem, was wir „fluktuierende Variabilität" nennen, m. a. W. auf quantitativen Verschiedenheiten.

2) Man vgl. hierzu das auf S. 296 Gesagte. Es ist vielleicht nicht überflüssig, zu bemerken, daß ich unter Chemie die Lehre von den qualitativen, unter Physik die Lehre von den quantitativen elementaren Erscheinungen meine, nicht etwa nur das, was wir eben heute von diesen Erscheinungen wissen.

Wasser des dahinbrausenden Stromes unserer Wissenschaft gekommen. Also können wir die an das Wort Vererbungsträger anknüpfenden Begriffe Physiologische Einheiten, Gemmulae, Pangene, Plasomen, Iden, Bioblasten usw. entbehren, weil sie hypothetisch abgefaßt sind[1]). Es versteht sich von selbst, daß alle Spekulationen, die die Vererbungstheoretiker in der neuesten Zeit an der Hand der Ergebnisse der vergleichenden, beschreibenden Zytologie vorgenommen haben, nur mit größter Reserve aufgenommen werden können.

Wir kennen in der Tat keine Eigenschaften der Organismen, die an ein begrenztes, isoliertes Substrat gebunden sind. Oben haben wir ja gesehen, daß sogar die Farbe der Chromatophoren in gewissen Fällen von dem Kern und dem Plasma abhängt.

Die morphologischen Differenzierungen, wie die Chromosomen z. B., bezeichnen nur, wie vorher gesagt, Anhäufungen von chemischen Körpern, die in einer Weise „verwandt" sind (es ist wohl nicht wahrscheinlich, daß die Chromosomen nur aus einem einzigen chemischen Körper bestehen). Sie machen „Sammelglieder" in den Anlage-Eigenschaft-Ketten aus. Die Strukturen des Kerns interessieren uns besonders, weil sie Körper enthalten, die außerordentlich kompliziert sind, und die daher in dem Zentrum des Stoffwechsels stehen, weil es erwiesen ist, daß der Kern ein sehr wichtiger Teilkörper der Zelle ist. Man kann sich daher nicht

---

1) Johannsen (a. a. O., 1909, S. 124), dessen Ausführungen über dieses Thema ich völlig beistimme, benutzt die Bezeichnung Gen für das jede Eigenschaft intrazellulär Bedingende, ohne jedoch irgendwelche hypothetischen Vorstellungen an den Namen anzuknüpfen. Der Begriff „Vererbungsträger" ist ursprünglich an der Hand gewisser Erscheinungen bei der Vermehrung der Organismen geschaffen worden. Er ist, allgemein gesprochen, ein aus den sichtbaren Charakterzügen, Eigenschaften, des Individuums durch Abstraktion gewonnener Rückschluß auf das dieselben „Bedingende" im Protoplasten.

Die Auffassung von selbständigen, voneinander unabhängigen „Vererbungsträgern" hat jedoch ihre scharfe Ausbildung zuerst nach den schönen Entdeckungen in der exakten Erblichkeitslehre bekommen. Hat doch diese gezeigt, wie die Eigenschaften bei Kreuzung unabhängig voneinander sind! Daraus hat man, ganz erklärlich, den Schluß gezogen, daß die „Beschaffenheiten" in dem Plasma, die die Eigenschaften bedingen, auch in demselben Grad selbständig sind. Ein Fehler ist es aber, zu glauben, daß eine solche Unabhängigkeit zwischen „Teilen" eines Substrates nur bei physikalischer Individualität dieser „Teile" realisiert werden kann. Eine chemische Wirkungskette ist auch individualisiert, und wie wir auf S. 298 gezeigt haben, braucht man nur anzunehmen, daß bestimmte Glieder jeder Anlage-Eigenschaft-Kette an die konstanten physikalischen Strukturen des Zellkerns gebunden sind, um die sonderbare Übereinstimmung zwischen den Spaltungserscheinungen der Bastarde und den zytologischen Ergebnissen zu verstehen.

darüber verwundern, daß diesem eine exzeptionelle Rolle bei der Vererbung zugeschrieben wurde, daß man behauptet hat, daß „der Kern das Vererbungsorgan katexochen“ sei.

Dagegen ist es sehr verwunderlich, wenn behauptet wird, daß auch die Chondriosomen „Vererbungsträger“ sind. Denn in keiner Weise ist es nachgewiesen, daß die Chondriosomen kompliziertere chemische Körper als das übrige Plasma enthalten, daß sie Plasma zu produzieren oder zu regenerieren vermögen.

Auch wenn Meves (1908), wie Prenant (im Gegensatz zu Benda a. a. O. 1903, S. 748) behauptet, daß die Chondriosomen mit den Fila Flemmings identisch sind, d. h. daß sie als Gerüstwerk die ganze Zelle durchziehen, kann nicht gefolgert werden, daß sie die „Qualitäten des Plasmas“ repräsentieren. Denn das, was in der lebenden Zelle als Fäden oder Körnchen hervortritt, ist nur ein Teil des ganzen chemischen Inhalts des Protoplasmas, und niemand hat wohl das Experiment gemacht, die Gerüstteile von den übrigen Bestandteilen (Enchylema) des Plasmas zu trennen, um zu zeigen, daß sie das Plasma wiederbilden können. Das Bestreben Meves', alle Protoplasmastruktur des Ruhezustandes durch Chondriosomen repräsentieren zu lassen, fußt übrigens auf sehr schwachen Argumenten (a. a. O. 1908, S. 844) und muß, wie alle solche morphologischen Generalisierungen, gänzlich unfruchtbar bleiben.

Wollte man sich ein Urteil über die Natur der unter den Namen Mitochondrien, Chondriomiten, Chondriokonten usw. beschriebenen Dinge[1]) erlauben, so würde es wohl dahin lauten, daß diese einander morphologisch und physikalisch häufig ähnelnden Bildungen physiologisch außerordentlich verschiedenartig sind. Unter ihnen dürfte es sowohl morphologisch und physiologisch individualisierte Körper (den Plastiden der Pflanzen entsprechend) wie nur physiologisch individuelle Substanzanhäufungen und auch solche ohne irgend welche Individualität, also ganz zufällige Körper fester oder flüssiger Konsistenz, geben (vgl. zweiten Teil, S. 361).

---

1) Vgl. Benda, Die Mitochondria (1903). Diese scheinen auch im Leben vorzukommen, nach einigen Angaben in der Literatur zu urteilen. Meves hat färbbare, distinkte Fäden und Körner nicht nur wie viele andere in den Stadien der Geschlechtszellenbildung gefunden, sondern auch Chondriosomen in den Zellen des Hühnerembryos (Meves 1907, 1908, s. auch Duesberg 1910), sowie als erster ähnlich aussehende Bildungen in gewissen pflanzlichen Zellen (Tapetenzellen, Meves 1904) nachgewiesen. Vgl. den zweiten Teil dieses Aufsatzes.

Die äußere Form eines Körpers beruht auf physikalischen Verhältnissen. Daher kommt es, daß chemisch verschiedene Dinge dennoch ähnlich aussehen können. Im Zusammenhang mit dem Gesagten sei bemerkt, daß die Mitochondrien verwandter Tiere häufig sehr verschieden sein können (Benda 1903).

Meves hat sich in seiner mehrfach zitierten Abhandlung über die Zytologie des Hühnerembryos über die hypothetische „Molekularstruktur" der Chondriosomen ausgelassen und ist zu der Auffassung gelangt, daß sie mit der des Idioplasmas Nägelis identisch ist. Die tatsächlichen Belege für seine Auffassung sind jedoch sehr dürftig und auf S. 852 der genannten Abhandlung nachzulesen.

Theoretische Spekulationen über unsichtbare „Molekularstruktur" sind immer unsicher und relativ wertlos gewesen. Es ist ein sehr unglücklicher Griff seitens Meves', wenn er die Auseinandersetzungen Nägelis auf physiologisch völlig unbekannte Plasmastrukturen in tierischen Zellen anwendet. Denn die Voraussetzungen, von denen dieser namhafte Botaniker bei seinen Ableitungen ausging, waren unzureichend und außerdem im Grunde vielfach unrichtig. Es sei hier nur daran erinnert, daß Nägeli die chemische Organisation der Zelle fast unberücksichtigt gelassen hat, was wohl aus dem damaligen Stande der chemischen Physiologie zu erklären ist.

Zweiter Teil. Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia faba.*

I.

Während einer eingehenden Untersuchung der Kern- und Zellteilung bei u. a. *Vicia faba*, mit der ich seit beinahe zwei Jahren beschäftigt bin, habe ich häufig, mehr beiläufig, beobachtet, daß geformte Bildungen in dem Protoplasma der Meristemzellen dieser Pflanze eine fast konstante Erscheinung sind.

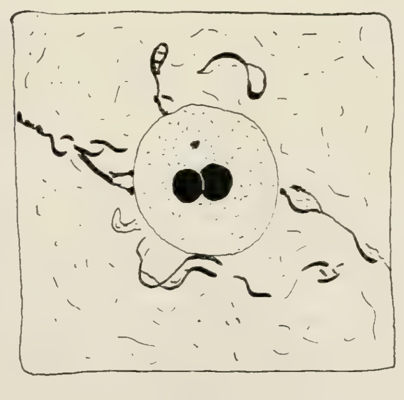
Es finden sich hier Körnchen, Stränge und Bläschen in allerlei Gestalten, die jedoch recht konstant sind und sich deutlich von der Grundmasse des Plasmas abheben.

In Wurzelspitzen, die in gewöhnlicher Weise fixiert wurden, und zwar habe ich dabei die verschiedensten Flüssigkeiten verwendet, zeigten sich meistens Bläschen und Körnchen, die ersteren meistens schwach, die letzteren sehr stark gefärbt. In Fig. 27

(Taf. VIII) sind einige solche Bläschen zu sehen, in Fig. 2 (Taf. VI) erblickt man die schwarzen Körnchen. In einem Präparat, das von einer in starkem Flemming fixierten Wurzel hergestellt und mit Hämatoxylin gefärbt wurde, sah ich zu meiner Verwunderung



a



b

Textfig. 2 a u. b. Eine Epidermiszelle in der Vermehrungszone, einem CrO_3-Präparat entnommen. Kernumlagerung und scheinbare Längsspaltung der bandartig deformierten Leukoplasten. Man beachte, daß die Zeichnung Höhe und Tiefe angibt, daß alle Plasmaschlingen außerhalb des gleichförmig gekörnelten, im Original dunkel gefärbten Kerns liegen. Hämatoxylin. Vergrößerung etwa 4000. a. Optischer Querschnitt durch dieselbe Zelle, schematisiert.

massenhaft schwarze, glatte „Schläuche“ und Bläschen. In der Fig. 11 (Taf. VI), Textfig. 3 (S. 334) und 4 (S. 336) habe ich einige Zellen aus diesem Präparat abgezeichnet (die Wurzelspitze wurde quer geschnitten).

Um die beim Abschneiden der Wurzelspitze eventuell eintretenden, abnormen Verlagerungen in dem Zellinhalt zu vermeiden, und um eine momentane Einwirkung des Fixierungsmittels auf die Schnittfläche zu bewirken, verfuhr ich folgendermaßen: Die Wurzeln wurden unversehrt mit ihren Spitzen in eine 1 %-ige Chromsäure-Lösung getaucht, dann nach 10—30 Sekunden abgeschnitten (1—2 mm von dem Scheitel) und in die schwächere Flemmingsche Lösung (Bonner Rezept) gebracht.

Die von den so behandelten Wurzeln hergestellten Präparate wurden mit Eisenhämatoxylin oder in Safranin-Gentianaviolett-(Orange) gefärbt.

In dem Protoplasma aller Zellen des Meristems erblickte ich zu meiner Überraschung reichlich eigentümlich aussehende Strukturen. Es waren teils band-, wurm-, wurst-, bläschen- oder fadenartige Körper, vorzugsweise um den Kern gelagert (Fig. 1—9 [Taf. VI], Textfig. 2—5), teils kernähnliche kleine Gebilde (Fig. 2, 3, 5, Taf. VI).

Die Grundmasse des Protoplasmas wird im allgemeinen als fädig-körniges Gerinnsel gefällt. Als nicht besonders hervortretende Bestandteile des Plasmas zeigen sich folglich auch Fäden, die sich jedoch nur schwach färben (vgl. z. B. Fig. 7). Wir werden später hierauf zurückkommen.

Die soeben genannten Bildungen, mit denen wir uns jetzt beschäftigen wollen, heben sich deutlich von der Grundmasse ab und färben sich viel tiefer und distinkter als die Fäden dieser.

In den zuletzt beschriebenen Präparaten, die wir kurz CrO_3-Präparate nennen wollen, haben die Plasmastrukturen nicht dasselbe Aussehen wie in normalen (d. h. in gewöhnlicher Weise fixierten) Präparaten. In den letzteren sind die Strukturen, wie gesagt, im allgemeinen rundlich, bläschengleich, weniger in die Augen fallend, außer in dem zuvor erwähnten starken Flemming-Präparat, wo sie sehr an die der CrO_3-Präparate erinnern. Nur sind sie dort homogener und gleichförmiger als hier (man vgl. Textfig. 3, 4 mit 2).

Wollte man sich über die Natur dieser Plasmabildungen etwas näher unterrichten, so stößt man auf ein ziemlich kompliziertes Problem. Es war außerdem von vornherein nicht ausgeschlossen, daß nicht alle observierten Bildungen gleichwertig seien. Daß sie nicht Füllungsprodukte im Sinne A. Fischers (1899) sein können, zeigte sich alsbald.

Durch vergleichende Untersuchungen gelang es mir nun aber, diesen anfangs rätselhaften Bildungen etwas Objektives zu entnehmen. —

An dünnen Längsschnitten durch lebende *Faba*-Wurzelenden (zwischen Daumen und Zeigefinger ausgeführt), wo eine oder ein paar Zellschichten nicht angeschnitten sind, kann man in fast jeder Zelle selbständige rundliche Körper in dem Plasma entdecken.

Das Aussehen und die Zahl dieser Inhaltskörper sind jedoch verschieden, der Lage der Zelle im Gewebeverband entsprechend.

In allen Zellen des Dermatogens und der äußersten Periblemschichten, die Scheitelregion ausgenommen, sieht man mehrere runde Körper, die mit kurzen, schwach lichtbrechenden Stäbchen in zitternder Molekularbewegung ausgefüllt sind (Fig. 22, 23, Taf. VIII).

Setzt man Jodjodkalium hinzu, so werden die Inhaltskörner blau. Sie bestehen also aus Stärke, und die beobachteten Körper sind Leukoplasten.

Je näher die Zellen dem Scheitelpunkt liegen, um so weniger zahlreich, kleinerer und stärkeärmerer werden die Leukoplasten.

In den Zellen des Kalyptrogens und dassselbe umgebenden Zellen haben daher die Plasmakörper ein anderes Aussehen.

Eine lebende Zelle aus dem Kalyptrogen oder der unterliegenden Schicht ist in Fig. 24 auf Taf. VIII abgebildet. Fig. 25 zeigt eine Zelle nahe der Spitze in Jodjodkalium. Nur das durch Jod Blaugefärbte ist gezeichnet.

Auch in den Kalyptrogenzellen kann man bei genauer Durchmusterung einzelne sehr kleine, blaue Stärkekörner entdecken, nicht mehr als etwa ein Körnchen in jeder Zelle. Der Stärkenachweis ist aber in diesen Zellen immer unsicher. Man kann daher nicht sagen, ob alle die rundlichen Körper in Fig. 24 Plastiden sind. Sicher ist, daß einige oder einer es ist. Man vergleiche hierzu die übrigen Angaben über das Vorkommen von Chromatophoren (siehe unten S. 365 ff.).

Die Leukoplasten zeigen meistens eine relativ zerstreute Anordnung in dem Protoplasma (Fig. 22—24). Man kann jedoch beobachten, daß sie in die Nachbarschaft des Kerns gezogen sind; bisweilen sind sie um den Kern gelagert. Solche Lagebeziehungen sind offenbar ein Ausdruck von Chemotaxis zwischen Kern und Leukoplasten. Die Stärkebildung scheint jedoch im allgemeinen von der Gegenwart des Kerns unabhängig zu sein (wenigstens bei niederen Pflanzen, vgl. Klebs 1887, Gerassimoff 1904, van

Wisselingh 1909; man vergleiche jedoch das Verhalten von *Funaria*, Klebs 1887, welches zeigt, daß man solche Angaben nicht verallgemeinern darf). Nach van Wisselingh (1909) übt dagegen der Kern Einfluß auf die Stärkedissimilation aus.

Werden lebende Längsschnitte durch die Wurzel auf den Objektträger in einen Tropfen einer Fixierungsflüssigkeit (Jodjodkalium, 1 % CrO_3, Flemmings Gemisch) gebracht, so gehen eigentümliche Umlagerungen in dem Plasma momentan vor sich.

Erstens ist die Verlagerung der Leukoplasten um den Kern weit häufiger als im Leben zu beobachten, besonders in den Dermatogenzellen, die stärkereiche Plastiden besitzen. Ähnliche Bilder von Kernumlagerung erhält man, was leicht verständlich ist, in auf gewöhnliche Weise fixierten, dann mittels Mikrotom geschnittenen und entsprechend gefärbten Wurzeln (siehe z. B. Fig. 16, Taf. VII).

Noch bemerkenswerter sind aber diejenigen Verlagerungen der Leukoplasten, die in der Bildung zerstreuter Aggregate oder rosenkranzähnlicher Reihen resultieren. Man vergleiche die Fig. 26 (Taf. VIII), die eine auf dem Objektträger in Flemming fixierte Epidermiszelle wiedergibt. Im Leben war diese Zelle wie die in Fig. 22 reproduzierte beschaffen.

Ich bin der Ansicht, daß es sich hier um eine Erscheinung handelt, die A. F. W. Schimper (1885) als Systrophe bezeichnet hat. Unter dieser Benennung versteht er die von ihm bei verschiedenen Pflanzen beobachtete, bei sehr starken Reizen eintretende Anhäufung der Chromatophoren zu Klumpen (a. a. O., 1885, S. 221). Schimper hat Systrophe nach Erschütterung, Verdunkelung, intensiver Beleuchtung oder anderen Veränderungen, jedoch nicht chemischen, in den äußeren Bedingungen beobachtet.

Seitdem sind ähnliche Ballungserscheinungen von mehreren Autoren beschrieben worden[1]). Ganz neuerdings hat E. Küster (1906, 1910) Systrophe von Leukoplasten und Chloroplasten durch Einwirkung wasserentziehender Mittel auf die Zellen hervorgerufen und viele hierhergehörige Fälle beschrieben.

Die Verlagerungen der Leukoplasten geschehen in unserem Falle fast momentan, denn die Fixierungsflüssigkeiten wirken sehr schnell, besonders wenn sie auf dünne Schnitte oder Epidermiszellen einwirken. Es dürfte sich also hier nicht um osmotische Erscheinungen handeln, sondern unsere Versuche können als Bei-

1) Literatur bei Senn (1908), Küster (1910).

spiel einer durch chemische Reize (Giftwirkungen) hervorgerufenen Systrophe gelten. Schimper verteidigt in seiner ausgezeichneten Arbeit wiederholt den Satz, daß die Chromatophoren auf die verschiedensten Reizursachen durch dieselben Verlagerungserscheinungen antworten. Die von anderen Autoren beobachteten Ballungserscheinungen haben in einer Vereinigung der Chromatophoren zu einem oder einigen Klumpen, meistens in einer Aggregation um den Zellkern bestanden. Meines Wissens sind aber keine Fälle von Aneinanderreihung mehrerer Chromatophoren, wie in Fig. 26, vor-



Textfig. 3 a u. b.

Aus demselben Präparat wie Fig. 11, Taf. VI und Textfig. 4. Alle Leukoplasten, die schön ausgezogen und ganz glatt sind, liegen außerhalb der Membran. Man beachte die Körnelung der Grundmasse und die auffallende Ähnlichkeit dieser Zelle mit den zoologischen Abbildungen von Chromidien und Mitochondrien.

b. Optischer Querschnitt durch dieselbe Zelle, schematisiert.

her beschrieben. Neben diesen Verlagerungen habe ich aber auch sehr häufig Kernumlagerungen gesehen (vgl. z. B. Fig. 20, Textfig. 2, 3).

Wie die als Systrophe bezeichneten Verlagerungen der Chromatophoren zustandekommen, weiß man nicht, und es würde zu weit führen, das Phänomen hier näher zu erörtern[1]. E. Küster

---

1) Ich kann nicht Küster beistimmen, wenn er den Begriff Systrophe dahin erweitern will, daß er auch die gleichzeitig mit den Verlagerungen der Chromatophoren

(1910) hat neulich die Frage etwas ventiliert, es scheint mir jedoch, daß er (und Rhumbler, zit. bei Küster 1910) ein fast ausschließliches Gewicht auf physikalische Verhältnisse (Oberflächenspannung usw.) legt, unter Vernachlässigung der chemischen Organisation der Zelle (von der man freilich nicht viel weiß). Denn sicherlich gehen keine Verlagerungen in der Zelle vor sich, ohne chemische Umwandlungen zu verursachen, oder umgekehrt durch chemische Umwandlungen bedingt zu sein. —

Es liegt nun nahe, die in den zytologischen, speziell den mit 1-proz. Chromsäurelösung behandelten Präparaten sichtbaren Fäden, Bläschen usw. mit den „systrophierten" Leukoplasten zu identifizieren.

In der Tat hat es sich, wie unten gezeigt werden wird, mit wünschenswertester Deutlichkeit gezeigt, daß diese Vermutung richtig ist, d. h., daß die in den zytologischen Präparaten sichtbaren Plasmastrukturen aus modifizierten Leukoplasten bestehen. —

Ehe ich noch Versuche mit lebendem, bezw. auf dem Objektträger fixiertem Material angestellt hatte, hatte für mich durch vergleichende Untersuchungen von Mikrotompräparaten diese Vermutung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit erhalten.

In Heidenhains Eisenhämatoxylin färben sich alle Strukturen blauschwarz wie das Chromatin.

In Safranin-Gentianaviolett wird bei guter Behandlung das Chromatin rot und die Grundmasse des Protoplasmas rötlich gefärbt, die Bläschen und Fäden im Plasma hingegen himmelblau (siehe die Figuren auf Taf. VII). Bei Vergleich mit den Zellen der Wurzelhaube zeigte es sich, daß die stärkegefüllten Leukoplasten in diesen Zellen sich ganz ebenso (himmelblau) färbten (Fig. 15, Taf. VII).

In Präparaten aus Wurzeln, die während 24 Stunden in 1 % Pepton gezüchtet wurden, bekommt man Bilder wie die Figuren 12, 13, 14 und 16 (Taf. VII).

Wenn man die Fig. 16, die eine Epidermiszelle vorstellt, mit Fig. 15, die nach einer Haubenzelle einer mit 1-proz. Chromsäure behandelten Wurzel gezeichnet wurde, vergleicht, bemerkt man sogleich eine vollständige Übereinstimmung in dem Aussehen der blauen Körper im Protoplasma.

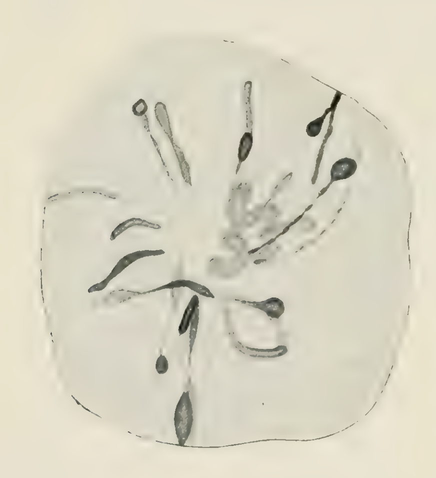
---

stattfindenden Umlagerungen im Protoplasma umfaßt. Denn man weiß ja nicht, ob diese beiden Erscheinungen immer oder auch nur jemals koordiniert sind.

In Fig. 12 (Taf. VII) sehen wir eine Zelle aus dem Kalyptrogen[1]), Fig. 13 und 14 geben zwei Zellen des äußeren Periblems in einiger Entfernung von dem Scheitelpunkt wieder (alle drei Zellen aus einem Pepton-Präparat, Flemming-Fixierung).

Die blauen Körper der Periblemzellen (Fig. 13, 14), die halbdurchsichtig und bläschengleich erscheinen, sehen freilich nicht ganz so aus, was ihre Struktur betrifft, wie die Leukoplasten in Fig. 15. Sie färben sich aber gleich diesen, und, was wichtig ist, bei Behandlung ungefärbter Mikrotomschnitte mit Jodjodkalium werden sie häufig schwach blau-violett gefärbt.

Die blauen Körper in Fig. 13, 14 sind also Stärkebildner. Dieses stimmt aufs beste mit dem an lebendem Material Gefundenen überein. Die Figuren 16 (Taf. VII) und 22 (Taf. VIII) stammen von ganz gleichwertigen Zellen. In Fig. 16 sind aber die im Leben (Fig. 22) zerstreuten Leukoplasten durch die Giftwirkung des Fixierungsmittels in Systrophe geraten (vgl. oben). Die Figuren 13 und 14 sind Pendants zu Fig. 25, hier findet man aber keine Systrophe. In Fig. 13, 14 sind die Leukoplasten jedoch zahlreicher (vgl. auch die lebende Periblemzelle Fig. 23, Taf. VIII), was darauf beruht, daß sie von einem Peptonpräparat stammten. In Pepton vermehren sich nämlich die Leukoplasten. Figg. 12 u. 24 sind ebenfalls Pendants. Sie stellen zwei Scheitelpunktzellen dar. Wie wir an Fig. 24 erörterten, kann man nicht behaupten, daß alle blauen Körper in Fig. 12 Plastiden darstellen, einige sind es sicher. Auch hier finden wir keine Systrophe. Daß die Plasmakörper auf dem fixierten Präparat in Fig. 12 zahlreicher erscheinen als im Leben (Fig. 24), kann auch mit der Peptonzüchtung zusammenhängen. Die Identität der Leukoplasten ist in allen beschriebenen Fällen leicht zu erkennen.



Textfig. 4. Zelle aus demselben Wurzelquerschnitt wie Fig. 11 (Taf. VI). Sehr schöne, ausgezogene Leukoplasten, die in radiärer Strahlung die in Metaphase befindlichen Chromosomen umgeben. Vergr. 3500. Hämatoxylin.

---

1) Die Einschlüsse des Plasmas sind in der Zeichnung etwas zu grob ausgefallen.

Wie steht es nun mit den in den CrO_3-Präparaten aufgefundenen Bildungen? Sind sie auch Leukoplasten, oder können sie aus solchen hergeleitet werden?

Oben haben wir dies als wahrscheinlich hingestellt, jetzt wollen wir die Frage endgültig beantworten.

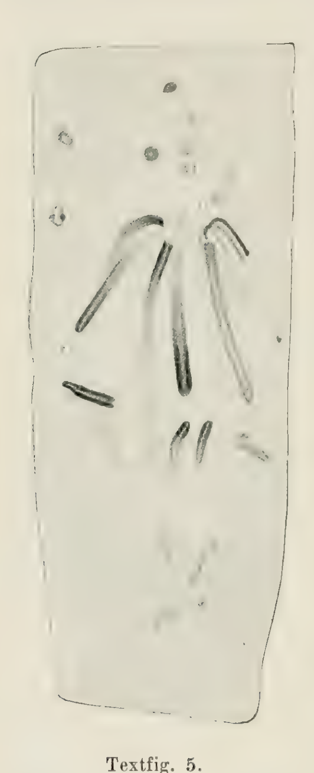
Zunächst sei bemerkt, daß die fädigen Bildungen in Eisenhämatoxylin und in Safranin-Gentianaviolett sehr verschieden erscheinen. Man braucht nur die Figuren 1—10 (Taf. VI), Textfig. 2, die sämtlich nach Hämatoxylinpräparaten gezeichnet sind, mit den Figuren 17, 18, 19, 20 auf Taf. VII, die von mit Safranin-Gentianaviolett gefärbten Präparaten stammen, zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen. Es ist ja eine allbekannte Sache, daß das Heidenhainsche Färbungsverfahren mehr detaillierte und feiner differenzierte Präparate als andere Färbungsmethoden ergibt. Wir haben also hier ein weiteres Beispiel hierfür. Die Strukturbildungen werden in Hämatoxylin nicht nur feiner differenziert in ihrem inneren Aussehen, sondern erscheinen auch viel zarter und dünner als in Gentianaviolett.

Als ich die CrO_3-Präparate zuerst erhalten hatte, und die sonderbaren Faden- und Kettenbildungen in dem Protoplasma erblickte, dachte ich, daß die Wurzeln pathologisch oder die Strukturen Artefakte wären. In den „normalen“ Präparaten konnte ich nämlich anfangs keine entsprechend geformten Bildungen herausfinden.

Daß die Wurzeln jedoch vor dem Versuch frisch gewesen waren, davon konnte ich mich bald überzeugen. Artefakte in gewöhnlichem Sinne konnten sie auch nicht sein, obgleich es einleuchtete, daß der Zellinhalt durch die genannte Behandlung (S. 331) in irgend einer Weise alteriert worden war.

Eine nähere Durchmusterung der Präparate ergab als Resultat, daß auch die Kerne verändert waren. Es zeigten sich nämlich in den Zellen nicht selten Doppelkernigkeit, Zwergkerne u. dgl. mehr, was an Vergiftungserscheinungen, denen analog, die Wasielewsky, Němec, Strasburger u. a. nach Einwirkung verschiedener Anästhetica beobachteten, denken ließ. Sogleich sei jedoch bemerkt, daß man auch, wenn auch sehr selten, in normal fixierten Präparaten unter einem großen Material Zwergkernen usw. begegnen kann. Obwohl es denkbar wäre, daß zuweilen solche Abnormitäten auch im Leben vorkommen, spricht jedoch alles dafür, daß die Fixierungsmittel, ehe sie töten, gewaltige Umwälzungen in der

Organisation der Zelle verursachen, und daß eine „gute“ Fixierung schneller tötet und weniger „vergiftend“ wirkt als eine „schlechte“. Daß die erwähnte Behandlung der intakten Wurzeln mit CrO_3 einer Giftwirkung, die nicht sofort tötet, gleichzusetzen ist, davon habe ich mich durch Vergleich mit Präparaten von Wurzeln, die während 3—19 Stunden in 0,75-proz. Chloralhydrat belassen wurden, sowie durch die unten mitzuteilenden Versuche mit verdünnter Fixierungsflüssigkeit überzeugen können.



Textfig. 5.
Zelle aus einem CrO_3-Präparat. Kern in Metaphase. Ungewöhnlich stark hervortretende Längsspaltung oder Aushöhlung der Chromosomen. Bei den Polen sind eigentümliche Doppelbildungen zu sehen, die wohl aus Leukoplasten entstanden sind.

Bilder, die als Kernfragmentierungen aufgefaßt werden müssen, sieht man in Zellen mit ruhenden Kernen, vorzugsweise in der Epidermis und im äußeren Periblem, vgl. Fig. 2 (Taf. VI)[1].

Gifte, Anästhetica und andere Eingriffe (vgl. A. Oes 1908, 1910) hemmen im allgemeinen die aufbauenden chemischen Prozesse (siehe z. B. H. Euler 1908), beschleunigen also indirekt oder scheinbar die abbauenden, autolytischen. Dieses äußert sich hier (in den CrO_3-Präparaten) in einer Aushöhlung der Chromosomen und Spiremfäden (Textfigur 5), so daß die normalen Spalten erweitert erscheinen. Auch die Chromatinklümpchen der ruhenden Kerne erscheinen bisweilen ausgehöhlt. —

Eine morphologische Betrachtung der Plasmastrukturen oder -Einschlüsse gibt ein sehr buntes Resultat. Jetzt können wir jedoch die Kleinkerne eliminieren. Es läßt sich freilich nicht mit völliger Gewißheit sagen, daß alle solche Zwergkerne durch Fragmentierung des Kerns entstanden sind. Besonders gilt dies für solche kleinen kernähnlichen Gebilde wie diejenigen in

1) Im Hinblick auf die Frage, ob ähnliche Bildungen als Fragmentierungen oder zurückgehende Mitosen und Verschmelzungen aufgefaßt werden sollen (vgl. u. a. Němec 1904, Strasburger 1907), will ich nur erwähnen, daß die reine Giftwirkung nur sehr kurz dauern kann, und daß die Mitosen normal aussehen.

Fig. 3. Ich kann aber hinzufügen, daß solche Bildungen bisweilen auch in normalen Präparaten aus Wurzeln nicht nur von *Vicia Faba,* sondern auch von *Allium Cepa* vorkommen. Ich kann mich über deren wahre Natur nicht näher aussprechen, jedenfalls stehen sie mit den übrigen Plasmastrukturen in keinem genetischen Zusammenhange; wir können sie daher ruhig beiseite lassen.

Es fragt sich nun: sind alle übrigen Strukturen derselben Art? Ich habe niemals Pseudopodienbildungen des Kerns beobachtet, die auf einen Austritt von Chromatin aus den ruhenden Kernen deuten könnten. Anlagerung an den Kern, die man häufig sieht (Fig. 5, Taf. VI, Textfig. 2, 3), kann nicht, wie wir im ersten Teil dieser Arbeit dargelegt haben, für einen nuklearen Ursprung zeugen. Oben ist ja außerdem gezeigt, daß Kernumlagerung die häufigste Erscheinung bei Systrophe ist. In Safranin-Gentianaviolett-Präparaten sehen die entsprechenden Stadien wie Fig. 17, 18 aus. Die Plasmastrukturen sind blau, die Kernstrukturen rot; schon dies spricht also gegen einen nuklearen Ursprung der blauen Strukturen.

In fraglicher Hinsicht schwieriger zu deuten sind solche Fälle, wie Fig. 4, 6, 9 (Taf. VI), Textfig. 4, 5. Es ließe sich ja denken, daß einige der Protoplasmaschlingen oder -Bläschen in diesen Figuren ausgezogene, vakuolisierte Enden nach Auflösung der Membran frei im Plasma steckender Spiremfäden (Fig. 4, 6) wären, oder daß die Plasmabildungen aus herausgeschleuderten und veränderten Metaphasen- und Telophasen-Chromosomen (Fig. 8, 9, Taf. VI, Textfig. 4, 5) hervorgegangen wären. Auf solche Gedanken könnte man in der Tat leicht kommen, wenn man nur Hämatoxylin-Präparate studierte. In ihnen werden nämlich die Plasmastrukturen fast ganz wie das Chromatin[1]) gefärbt. Meistens sind sie wohl eine Nüance heller, bisweilen färben sie sich aber viel tiefer als die Chromosomen. Dies ist z. B. der Fall in dem Präparat, dem die Fig. 11 (Taf. VI), Textfig. 3, 4 entnommen sind. In Textfig. 4 sieht man also inmitten der Zelle zwei Chromosomen in der Metaphase; die Zelle ist quergeschnitten, man sieht also die Teilungsfigur in ihrer Längsrichtung. In dem Präparat waren die Chromosomen völlig entfärbt und blaß und bildeten also einen scharfen

1) Ich verwende in diesem Aufsatz das Wort Chromatin in der gewöhnlichen Meinung, um diejenige Substanz zu bezeichnen, die in morphologischer Weise die Chromosomen aufbaut. In einer vorläufigen Mitteilung „Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*", Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 4, H. 3, S. 174, habe ich die Benennung Gerüstsubstanz oder Karyotin empfohlen.

Gegensatz gegen die schwarzen, radiär gestreckten Plasmastrukturen. Eine Juxtaposition von Spiremschlingen und Plasmaschlingen kann auch eintreffen, wenn die Kernmembran noch intakt ist (s. Fig. 5, Taf. VI). Eine solche transversale Juxtaposition hat natürlich nichts mit einer wirklichen Vereinigung oder einem genetischen Zusammenhang zu tun. Dies gilt auch, wenn die Membran aufgelöst ist und eine unmittelbare Verbindung zwischen einer Spiremschlinge und einer Plasmaschlinge vorhanden zu sein scheint (wie in Fig. 4 u. 6, Taf. VI). In Safranin-Gentianaviolett-Präparaten habe ich in solchen Fällen einige Male observiert, daß der innerhalb des Bezirks des Kerns gelegene Teil des Fadens rot gefärbt, der im Plasma belegene blau gefärbt war. Immerhin ist es häufig recht schwierig, den Verlauf der zarten und häufig blassen Schlingen zu verfolgen, um zu konstatieren, ob ein wirklicher Zusammenhang zwischen den beiden Teilen besteht. Bisweilen sind eine Spiremschlinge und ein Plasmaeinschlußkörper durch einen recht feinen Faden verbunden (Fig. 4, Taf. VI). Wie solche Verbindungen zustande kommen, werden wir nachher sehen.

Über die übrigen Fälle von Verbindung einer Schlinge im Plasma mit einem Spiremfaden läßt sich folgendes sagen. Es ist chemisch denkbar, daß Enden der Spiremschlingen oder ganze solche in der kurzen Zeit vor der Abtötung vakuolig haben aufgetrieben werden können. In Fig. 4 (Taf. VI) scheint es so, als ob eine in dem geöffneten Kern belegene Schlinge vakuolig aufgeschwollen wäre. Dagegen ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß die langen Fortsätze in Fig. 4 und 6 in dieser Weise entstanden sind. Über die Meta- und Anaphasen (Textfig. 5 und Fig. 9, Taf. VI) kann ich mitteilen, daß die Plasmastrukturen, die hier mit Hämatoxylin gefärbt und daher kernstrukturähnlich sind, in Safranin-Gentianaviolett blau gefärbt werden und daher sehr leicht von den Chromosomen zu unterscheiden sind. Wir sehen dies in den Figuren 17, 18, 19 (Taf. VII). An S.-G.-Präparaten macht man auch die interessante Entdeckung, daß die Plasmagebilde sich auch zwischen die Chromosomen einmengen (vgl. Fig. 18, 19), was man bei einiger Übung auch an den Hämatoxylinpräparaten bestätigen kann (Fig. 9 und Textfig. 4).

Diese zweifelhaften Fälle können aber nichts entscheiden über die Frage der Natur der sonderbaren Plasmastrukturen in den CrO_3-Präparaten. Erstens sind sie spärlich, und zweitens muß die Zeit ihrer Entstehung kurz gewesen sein. In den Safranin-Gentiana-

violett-Präparaten erblickt man alle Übergänge zwischen den langgestreckten Bildungen (Fig. 18 u. 19, Taf. VII) und den runden Körpern (Fig. 17, 18, 20), und diese wiederum erinnern sehr an die Leukoplasten der Wurzelhaube (Fig. 15) und an die Leukoplasten in den Peptonpräparaten (Fig. 12—14, 16).

Wir sind also auf dem Wege der morphologischen Vergleichung dazu gelangt, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die sonderbaren Plasmastrukturen in den CrO_3-Präparaten von Leukoplasten herstammen.

Daß es nicht leicht gelingt, solche Übergangsformen zwischen runden Leukoplasten und den ausgezogenen band-, ketten- oder wurstartigen Plasmastrukturen in Hämatoxylinpräparaten aufzufinden, beruht wahrscheinlich darauf, daß, wie schon oben gesagt, das Eisenhämatoxylin zierlicher und zarter färbt, und daß alles in der gleichen Farbe gefärbt wird. Man läßt sich dabei nämlich allzusehr verleiten, nur auf die innere Struktur acht zu geben, und vernachlässigt so die Umrisse der Körper und die groben Züge des mikroskopischen Bildes. Außerdem will man nur allzuleicht glauben, daß alles, was sich gleich färbt, auch zusammengehört, was natürlich falsch ist. Wenn man aber die wahre Natur der erwähnten Strukturen kennt, gelingt es auch hier, Übergänge zwischen den allerdings nur schlecht das Hämatoxylin annehmenden Plastiden und den kettenartigen Bildungen im Plasma zu entdecken.

Nachdem es sich also als wahrscheinlich herausgestellt hatte, daß die uns beschäftigenden Protoplasmastrukturen von Leukoplasten herrührten, so galt es, die Art der Umwandlung klarzustellen und die Wahrscheinlichkeit zur Gewißheit zu erheben. Ich stellte aus diesem Grunde die schon oben erwähnten Fixierungen auf dem Objektträger mit dünnen lebenden Längsschnitten an und konnte, wie erwähnt, konstatieren, daß die Leukoplasten dabei in Systrophe übergingen, so daß mehrere Ketten aus endweise verklebten, wohl auch deformierten und etwas verlängerten Leukoplasten entstanden (Fig. 26, Taf. VIII). Wie man durch Vergleich dieser Figur mit denen auf Taf. VI und VII sieht, konnte ich es als sehr wahrscheinlich hinstellen, daß die erwähnten Strukturen eben auf dieselbe Weise entstanden waren, d. h. daß sie systrophierte Leukoplasten waren. Die meisten von ihnen waren ja kettengleich (Fig. 1, 4, 5, 8). Daß auch einzelne rundliche Bildungen zwischen diesen Ketten und spiremartige Fälle vorkamen, und daß man Übergänge zwischen Leukoplasten und Fadenketten in demselben Präparat finden konnte,

sprach eher für als gegen eine solche Entstehungsweise. Auch die häufige Kernumlagerung der Strukturen sprach für eine Systrophe.

Um aber den Kreis der Untersuchungen vollständig zu schließen, versuchte ich durch Verwendung derselben Methode, die die Strukturen zuerst hervorgerufen hatte (S. 331), dieselben aus den intakten Plastiden allmählich entstehen zu lassen. Bei normaler Flemmingfixierung werden die Leukoplasten im allgemeinen recht wenig modifiziert und systrophiert (nur in einem Präparat, das mit starkem Flemming-Gemisch fixiert war, habe ich ähnliche Strukturen wie in den CrO_3-Präparaten beobachtet, Fig. 11, Taf. VI, Textfig. 3, 4). In Fig. 27 ist eine Periblemzelle mit intakten Leukoplasten aus einem in schwachem Flemming fixierten Präparat wiedergegeben. Ich vermutete also, daß die Leukoplastenmodifizierung durch ein zu langsames Abtöten, also durch schlechte Fixierung hervorgerufen wurde. Daher verfuhr ich folgendermaßen.

Die intakten Wurzeln wurden verschieden lange Zeit (30 Sek. bis 15 Min.) in sehr verdünnter Flemmingscher Lösung (10—100 mal Wasser auf einen Teil schwacher Flemmingscher Lösung, Bonner Rezept) versetzt, dann abgeschnitten und in unverdünnte Fixierungsflüssigkeit geworfen. In den Figuren 28—31 (Taf. VIII) sind einige Zellen aus so behandelten Wurzeln abgebildet.

In Fig. 27 sehen wir, wie vorher erwähnt, eine Zelle aus einem „normalen" Flemming-fixierten Präparat. Die dunklen Körper haben wir zuvor als Leukoplasten identifiziert. Keine Systrophe.

Fig. 28 ist einer Wurzel entnommen, die während 30 Sek. in unverdünnten Flemming versetzt, dann abgeschnitten wurde. Man sieht eine recht deutliche Systrophe. Die meisten Leukoplasten sind an den Kern verlagert, auch sind mehrere zu zweien verklebt.

Wenn die Wurzeln vor dem Abschneiden und der Überführung in die unverdünnte Flüssigkeit 10 Min. in 10 mal verdünnter Chromosmiumessigsäure belassen wurden, sehen die meisten Periblemzellen wie Fig. 29 aus. Also Verklebungen, wohl auch Verlagerungen und dazu, was besonders interessant ist, die Leukoplasten sind häufig an einzelnen Stellen fädig ausgezogen.

In Fig. 30, die nach einer Wurzel abgebildet ist, die ebenfalls 10 Min. lang in 10 mal verdünnter Fixierungsflüssigkeit vor dem Abschneiden verweilt hatte, sehen wir eine noch ausgesprochenere Systrophe und auch fädige Ausziehung. Man vgl. Fig. 26!

In Fig. 31 endlich ist eine Zelle abgebildet aus einer Wurzel, die in 100 mal verdünnte Fixierungsflüssigkeit während 5 Min.

getaucht worden war. Die Systrophe und fädige Ausziehung der Leukoplasten ist hier so weit gegangen, daß diese in lange chromosomengleiche, tief gefärbte Schlingen verwandelt sind, in denen man eine schwache Längslichtung erblickt. Man kann jedoch noch die Grenzen zwischen den einzelnen Gliedern erkennen. Mit dieser Figur vergleiche man die Abbildungen auf Taf. VI, Textfig. 2—5.

Mit dieser Versuchsserie ist also zur Genüge gezeigt, daß die eigentümlichen fädigen, spiremartigen oder kettenähnlichen Bildungen, die uns zuerst in den mit 1 % CrO_3 behandelten Wurzeln auffielen, durch Ausziehung, Verklebung und Verlagerung der kugeligen Körper, die man regelmäßig in den normal fixierten Präparaten erblickt, entstanden sind. Und durch andere Versuche ist ebenso unwiderleglich gezeigt, daß diese Körper Leukoplasten sind. —

Die fädigen Ausziehungen und Verklebungen, von denen die Abbildungen auf Taf. VI viele Beispiele geben, und von denen wir oben sprachen, treten jetzt unserem Verständnis näher. Sie sind Ausdrücke der allgemeinen Tendenz der Leukoplasten, sich bei abnormen Bedingungen zusammenzukleben. Es kann aber auch wohl eintreffen, daß Fädchen durch Ausfällung im Sinne A. Fischers entstehen.

Die Tendenz zur Ausziehung unter anormalen Bedingungen („Vergiftung“) scheint die hauptsächliche Erscheinung bei der hier beschriebenen Systrophe zu sein, sie verbindet sich aber meistens mit einem Verklebungsbestreben (Agglutination), das ja aus derselben Grundursache, dem Annäherungsbestreben der Leukoplasten aneinander und an den Kern, hergeleitet werden kann.

Sonderbar müssen uns immer die Gestalten, die die ausgezogenen und verklebten Leukoplasten annehmen, erscheinen. Sie erinnern ja häufig auffallend an Chromosomen oder Spiremschlingen. Eigentümlich ist die (scheinbare) Längsspaltung vieler Fäden, die dem Leser sicher nicht entgangen ist (siehe Fig. 5, 8, 11, Taf. VI, Textfig. 2, 3, 4, Fig. 18, 19, Taf. VII, 31, Taf. VIII).

Wirklich ist diese Längsspaltung wohl nimmer. Sie beruht wohl meistens darauf, daß die Leukoplasten ausgehöhlt werden oder halbdurchsichtig sind. Die Spalte ist durch Verlängerung der helleren Zentralpartie der runden Leukoplasten entstanden (s. bes. Fig. 11, Textfig. 3, 4, Fig. 27). Die langen Doppelfäden stammen auch aus Leukoplastenketten. Man sieht alle Übergänge zwischen Ketten und Doppelfäden (Fig. 4, 5, 6). Es wäre auch denkbar, daß die Längspaltung die physikalisch notwendige Folge des Ausziehens zu

einem Faden sei. Einzelne, nur wenig ausgezogene Plastiden werden meistens wie Fig. 21b (Taf. VII). Diesen Typus findet man überall wieder (Fig. 7, 28—30, Taf. VIII).

Die innere Struktur der modifizierten Leukoplasten ist sehr wechselnd. Normal sind sie fast homogen, wenn sie nicht Stärke enthalten (Fig. 22—24, Taf. VIII, lebend; Fig. 14—16, Taf. VII, 27, Taf. VIII). Wenn sie systrophiert sind, werden sie aber häufig in verschiedener Weise im Inneren strukturiert, was natürlich mit der starken Deformierung und der chemischen Alterierung zusammenhängt. Nur in einem Falle habe ich ganz homogene schlauchartige Bildungen unter den deformierten Leukoplasten angetroffen. Das war in dem vorher erwähnten starken Flemming-Präparat (Fig. 11, Taf. VI, Textfig. 3, 4). Die Leukoplastenstromata scheinen hier ganz einfach ausgezogen worden zu sein, ohne irgendwelche andere Alterierung erlitten zu haben. Vielleicht hängt dieses mit der „guten" Fixierung zusammen. Die verschiedenartige innere Strukturierung, die sonst (in CrO_3-Präparaten) Regel ist, beruht wohl darauf, daß bei der Fixierung des wasserreichen Stromas dieses eine Fällungsstruktur annimmt, die dadurch zustande kommt, daß die Koagulierung eine Entwässerung mit sich bringt. Fig. 28 ist in dieser Hinsicht recht instruktiv (vgl. auch Fig. 6 und alle übrigen Figuren). Bisweilen werden die Leukoplasten in den CrO_3-Präparaten bandartig (Textfig. 2). In diesem Falle wird die dualistische Anhäufung des Stromas besonders deutlich. Einige noch zu erwähnende Alterationsprodukte der Leukoplasten sind diejenigen, die täuschend an „Doppelgamosomen"[1]) erinnern (Fig. 7, Taf. VI, Textfig. B). Sie durften einen Spezialfall der erwähnten scheinbar längsgespalteten Fäden ausmachen (vgl. Fig. 31).

In Safranin-Gentianaviolett sieht man, wie schon vorher bemerkt, nicht viel von den erwähnten inneren Strukturen. —

Außer den jetzt absolvierten Strukturen oder besser Inhaltskörpern des Protoplasmas finden sich andere, mehr akzidenteller Natur, wie kleine, in Hämatoxylin schwarze, in Safranin-Gentianaviolett grünlichschwarz gefärbte Körnchen oder Bläschen, die vielleicht Gerbstoff enthalten (Fig. 2, Taf. VI). Außerdem sieht man in jedem Präparat runde, blasse Körper (Fig. 27, Taf. VIII, 21a, Taf. VII), die sich wie die Grundmasse des Protoplasmas färben, deren Natur mir aber unbekannt ist. Jedenfalls haben diese letzterwähnten Gebilde nichts mit den Leukoplasten zu tun. —

1) Vgl. Lundegård (1908), Fig. 1—3, 15, 17, 27—31, Taf. II.

Es bleibt noch übrig, etwas auf das färberische Verhalten der Leukoplasten einzugehen.

Zunächst sei bemerkt, daß die Leukoplasten, die im Leben normalerweise, außer in dem Urmeristem, wenigstens etwas Stärke enthalten[1]), in fixiertem und mikrotomgeschnittenem Material recht stärkearm erscheinen, dem Verhalten gegen Jodjodkalium nach zu urteilen. Wie oben erwähnt, erhält man an Mikrotomschnitten meistens nur eine schwache Violettfärbung in den Leukoplasten und dieses sogar an Peptonpräparaten, während frische Schnitte in demselben Reagens fast undurchsichtig durch die besonders in den äußersten Zellschichten angehäuften Stärkemengen werden.

Dies kann darauf beruhen, daß die Stärke durch die Manipulationen bei der Fixierung, Einbettung usw. in einer Weise modifiziert wird, daß sie ihr Färbungsvermögen durch Jod verliert.

Ich glaube aber, daß die Stärke in der Tat verschwunden ist, daß sie durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit aufgelöst wird[2]).

Es ist in der Biochemie eine allbekannte Sache, daß Hydrolyse durch verdünnte Säuren beschleunigt wird. Und Flemmings Lösung enthält ja Essigsäure, Osmiumsäure und Chromsäure. In diesem Gemisch verweilen die Objekte mindestens 48 Stunden. In Zusammenhang hiermit kann ich erwähnen, daß die Nukleolen, die während der Metaphase in dem Plasma zerstreut werden, d. h. die extranukleären Nukleolen, nur in Präparaten vorhanden sind, die aus Merkel-fixierten Objekten dargestellt sind. Die Merkelsche Fixierungsflüssigkeit enthält bekanntlich keine Essigsäure. — Es ist auch wohl denkbar, daß die oxydierend wirkende Chromsäure die Stärke zersetzen kann. —

Was das Fixieren der Leukoplasten angeht, so zeigen ja unsere obigen Auseinandersetzungen und Versuche aufs deutlichste, daß es außerordentlich schwierig ist, eine gute Fixierung zu erzielen. Sogar in unserem besten Kern- und Plasmafixativ, der schwächeren Flemmingschen Lösung, gelingt es nicht immer, die Leukoplasten undeformiert und unverklebt zu erhalten[3]). Jedoch

---

1) Die Stärkemenge wächst mit der Größe der Leukoplasten. Nur die Epidermis und die äußerste Periblemschicht enthalten größere Stärkemengen, vgl. unten.

2) Völlig aufgelöst wird die Stärke jedenfalls nicht. Bei Färbung mit Gentianaviolett und Hämatoxylin erblickt man jedoch eine Art Aushöhlung in den Leukoplasten (Stärkekörnern), vgl. Taf. VII, VIII.

3) In der stärkeren Flemmingschen Lösung tritt eine beträchtliche Deformierung ein (Fig. 11, Taf. VI, Textfig. 3 und 4).

kann man sagen, daß diejenigen Fixierungsmittel, die den übrigen Zellinhalt gut konservieren, auch die Leukoplasten gut wiedergeben.

Schon Schimper (1885) hat Beobachtungen über die Empfindlichkeit und leichte Vergänglichkeit der Leukoplasten gemacht. So sagt er (1885, S. 62/63): „In der großen Mehrzahl der Fälle sind die Leukoplasten äußerst zart und vergänglich und nur in ganz unversehrten Zellen, da auch nicht immer, erkennbar; in schwierigen Fällen kann man mit Härtungs- und Tinktionsmitteln sich helfen, obgleich dieselben bei weitem nicht so gute Dienste leisten wie etwa bei der Untersuchung des Zellkerns; stets werden durch die Härtung mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen hervorgerufen und dieselbe ist daher nur zur Lösung der Frage, ob Leukoplasten vorhanden sind oder nicht, anwendbar, übrigens auch durchaus nicht in allen Fällen.“ Zum Härten empfiehlt Schimper Jodwasser; lebende Schnitte, die ich mit Jodjodkalium behandelt habe, zeigen auch geringe Systrophe (vgl. Fig. 25, Taf. VIII) oder Deformierung der Leukoplasten, geringere als bei analoger Anwendung Flemmingscher Lösung oder 1-proz. Chromsäure. Zum Färben der gehärteten Leukoplasten empfiehlt Schimper namentlich Gentianaviolett bei guter Differenzierung, so daß das Plasma nicht auch gefärbt wird (man vergleiche meine Tafel VII).

Von den sonstigen spärlichen Angaben in der Literatur über die Fixierungs- und Färbungsverhältnisse der Leukoplasten (nebst Stärkekörnern) seien erwähnt Salter (1898) und Provazek (1900), welche in Flemmingscher Lösung und 1-proz. Chromsäure gute Fixative gefunden haben; die Färbung soll nach Salter gut mit Eisenhämatoxylin oder Gentianaviolett gelingen (s. auch Kraemer 1902).

Auf gewöhnliche zytologische Färbungen darf man nicht viel in analytischer Hinsicht bauen. Wir wissen seit Gierke und Fischer und chemischerseits durch Freundlich (1909), daß die Färbung, um die es sich hier handelt, letzthin auf Adsorption beruht, und bei Adsorption spielt die Natur des Adsorbens eine untergeordnete Rolle gegenüber der Natur der adsorbierten Stoffe (s. Freundlich 1909). In Verbindung mit anderen Momenten kann immerhin das färberische Verhalten nicht ganz ohne Bedeutung sein. Ich erinnere an meine obigen Angaben (S. 335).

Es kommt bisweilen vor, daß die Leukoplasten in Peptonpräparaten, die häufig von Stärke vollgepfropft sind oder es im

Leben waren, sich in Safranin-Gentianaviolett rot färben, und in den CrO_3-Präparaten sieht man nicht selten, daß in derselben Zelle einige Leukoplasten rot, die anderen blau gefärbt sind. Ein solches Verhalten darf nun keineswegs so gedeutet werden, daß die verschieden gefärbten, aber ähnlich geformten Strukturen verschiedener Natur seien[1]) (vgl. Fig. 13 und 19, Taf. VII). Man findet in den Präparaten bisweilen neben den deformierten Leukoplasten auch andere unregelmäßige Massen, die sowohl von Leukoplasten stammen, als auch andere Degenerationsprodukte sein können.

In Eisenhämatoxylin färben sich alle Leukoplasten gleich intensiv und etwa wie das Chromatin (vgl. Taf. VI, Textfig. 2—5). Dieses Färbungsverfahren zeichnet sich, wie vorher gesagt, durch die feinen Abstufungen der Färbungsintensität, die es dem Präparat gibt, aus, was zur Folge hat, daß die stärkefreien Leukoplasten, die in Safranin-Gentianaviolett ziemlich homogen erscheinen, in jener Farbe fein strukturiert werden. Eine häufig zu beobachtende Struktur der durch Verklebung der Leukoplasten entstandenen Schlingen, die hefeartige, ist bei verschiedenen Färbungen leicht wiederzuerkennen, seltener erblickt man in Safranin-Gentianaviolett die im Hämatoxylinpräparat recht häufigen Doppelfäden.

An dieser Stelle sei nochmals hervorgehoben, daß die Safranin-Gentianaviolett-Präparate besonders geeignet sind, die zahlreichen Übergangsformen zwischen intakten und kettenweise verklebten Leukoplasten hervortreten zu lassen. Diese Übergangsformen zeugen für die große Empfindlichkeit derselben, denn wahrscheinlich sind die Unterschiede oder Variationen im Fixierungsvermögen nicht groß. Man kann jedoch beobachten, daß die Alterierungen am größten in gewissen Regionen der Wurzelspitze sind.

In den stärkeenthaltenden Zellen der Epidermis und des Periblems färben sich, wenn noch etwas Stärke unaufgelöst ist, bei geeigneter Entfärbung die Stärkekörner dunkler als das Stroma (Fig. 10, Taf. VI, 15, 16, Taf. VII). Dabei ist der Kern der Körner dunkler als die äußeren Schichten gefärbt[2]), was auf

---

1) Die meisten im ersten Teil dieser Arbeit angegriffenen Zoozytologen, die einen nuklearen Ursprung der Chromidien usw. verfechten oder leugnen, stützen sich unter anderem auch auf ähnliche Färbungsverhältnisse. Wie wenig Farbenunterschiede und -Übereinstimmungen in einem Präparat mit wirklichen (stofflichen) Unterschieden oder Übereinstimmungen zu tun haben, geht aus dem hier Gesagten hervor. Man vergleiche A. Fischer, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma. Jena 1899.

2) Dieselbe Beobachtung hat Kraemer gemacht (a. a. O., 1902).

größere Porosität deutet. An dieser Stelle sei bemerkt, daß die charakteristischen Formen der deformierten und systrophierten Leukoplasten auch von eventuell enthaltener Stärke beeinflußt werden können. Die Stärke ist nämlich in der Spitze der Wurzel überall sehr fein verteilt (auch Haberlandt 1908 weist hierauf hin), d. h. feinkörnig. Wenn nun ein Leukoplast, wie es in den Epidermis- (und Periblem-) Zellen der Fall ist (Fig. 16, Taf. VII, 22, 23, Taf. VIII), mehrere kleine Körner in seinem Stroma leicht beweglich enthält, und das Stroma, durch die Reagenzien deformiert, ausgezogen wird, wird es leicht eintreffen, daß die Körner in der Längsachse des entstandenen Schlauches aufgereiht werden. Nach etwaiger Auflösung der Körner würden in dieser Weise ketten- oder hefeartige Fäden entstehen. Dies sei nur in Verbindung mit dem oben Gesagten bemerkt, um zu zeigen, wie mannigfaltige Formen durch Deformation nur zweier Typen von Leukoplasten (der stärkeermangelnden und der stärkeenthaltenden) entstehen können, und daß es nicht an natürlichen Erklärungen dieser Sonderbarkeiten fehlt.

An frisch in Jodjodkalium eingelegten Schnitten kann man allerlei Formen von Stärkebildungen sehen (vgl. Fig. 25). Die bisweilen zu beobachtenden U-förmigen Bildungen kann man vielleicht mit entsprechenden Bildungen in den mikrotomgeschnittenen Präparaten identifizieren. Im Leben ist nichts von diesen U-Formen zu sehen. Sie sind wohl durch die Alteration des Stromas entstanden.

Ehe wir zu einer kritischen Verwertung unserer Ergebnisse bei *Vicia Faba* in Anknüpfung an den ersten Teil dieses Aufsatzes übergehen, will ich zuerst einige Literaturangaben erwähnen, die vielleicht in Zusammenhang mit unseren eigenen Befunden stehen. In der botanischen Literatur finden sich nämlich zerstreute Angaben über geformte Plasmaeinschlüsse, deren Verhalten häufig eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der *Faba*-Leukoplasten zeigt.

So sind zunächst die „Nematoblasten" Zimmermanns (1893) zu erwähnen, die als schwach lichtbrechende, häufig wellig gebogene Stäbchen in Haarzellen von *Momordica elaterum* und Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba* sowohl an lebendem wie fixiertem Material zu sehen sind. Ich vermute, daß die „Nematoblasten" in den Zellen von *Vicia Faba* mit meinen Leukoplasten identisch sind. Diese erfahren ja leicht Systrophe. Übrigens sind oben alle ge-

formten Bildungen in dem Protoplasma von *Vicia* erwähnt, so daß die Zimmermannschen Nematoblasten sich unter ihnen befinden müssen, sofern sie nicht ganz und gar Artefakte oder pathologische Produkte sind.

Dagegen kann ich keine Anknüpfungsprodukte an die „Physoden" Cratos (1892) finden; sie sollen ja bläschenartige Gebilde sein, „welche sich in den Protoplasmafäden befinden, wodurch die letzteren mehr oder weniger aufgetrieben werden". Vielleicht stellen sie einfach Vakuolen dar, die den Leukoplasten analog deformiert sind (vgl. S. 352).

Später haben Swingle (1898) und Lagerheim (1899) „bazillenähnliche", vom Protoplasma scharf abgegrenzte Körper in gewissen Pilzzellen gesehen. Swingle nennt sie Vibrioiden, und nach Lagerheim sollen sie am besten in älteren, fettfreien Zellen sichtbar sein. Sie haben Bewegungsvermögen. Über die Funktion dieser Bildungen weiß man nichts. Vielleicht sind sie individualisierte, plastidenartige Gebilde; jedenfalls hat man keinen Anlaß, sie mit Chromidien usw. zu vergleichen, wie es Tischler (1906) tut. — M. und B. Bonin (1898, Bibliogr. anat.) haben eigentümliche Plasmastrukturen in Embryosackmutterzellen beobachtet (vgl. auch Strasburger 1900, S. 142).

Schniewind-Thies (1892) und neuerdings Tischler (1906) haben Befunde mitgeteilt, die äußerlich an die Angaben Goldschmidts über Chromidien erinnern.

Schniewind-Thies hat in lebhaft sezernierenden Zellen von *Lilium*, *Narcissus* und *Diervillea* Fadengebilde im Protoplasma gesehen, und desgleichen Tischler in den Tapetenzellen von *Ribes*-Arten. Nach dem letzteren sind es „kleinere oder größere, mit Hämatoxylin sich dunkelschwarz färbende, perlschnurförmige, gerade oder gewundene Stäbchen oder Fäden" (a. a. O., S. 568). Auch in den Riesenzellen von *Heterodera*-Gallen hat der genannte Forscher ähnliche Bildungen gesehen (mit Safr.-Gent. rot gefärbt).

Eigentümliche Strukturen in dem Protoplasma der Tapetenzellen hat auch Meves (1904) bei *Nymphaea* nachgewiesen (a. a. O. Taf. XVI), und R. Beer (1905) in einigen Onagrazeen.

A. E. Smirnow (1906) hat in embryonalen Zellen von *Hyacinthus*-Wurzeln und Erbsenkeimlingen „den Golgischen Bildungen analoge Strukturen" observiert. Über deren Aussehen bemerkt er: „Einige, namentlich die weniger gefärbten Fäden, er-

scheinen aus Körnchen zusammengesetzt, die nicht selten kettenförmig aneinander gereiht sind“ [1]) (a. a. O. 1906, S. 148).

Zu den Angaben und Abbildungen Tischlers und Meves' vergleiche man meine Figuren (bes. Fig. 11, Textfig. 3, 4). Mit den Smirnowschen Abbildungen vergleiche man besonders Fig. 5, Taf. VI, Textfig. 2, 5 [2]).

Natürlich behaupte ich nicht, daß alle diese in dem Plasma verschiedener Pflanzen wahrgenommenen Strukturen auch Leukoplasten oder gar Plastiden sind. Smirnow und Meves wollen sie auch im Leben gesehen haben. Sie können ebensowohl vakuolenartigen Bildungen vorstellen. Dem sei nun, wie ihm wolle, jedenfalls haben die genannten Forscher keine experimentellen oder vergleichenden Untersuchungen angestellt, um in diese Frage Licht zu bringen. Umso verwerflicher ist es, daß einige Forscher sich dessenungeachtet sehr entschieden über die physiologische Funktion und die Natur dieser Bildungen aussprechen. Wir erhalten gleich nachher Gelegenheit, auf diese Hypothesen zurückzukommen.

Was ich aber eben jetzt hervorheben will, ist, daß die im vorhergehenden ausführlich beschriebenen Deformationen und Lageveränderungen der Leukoplasten bei *Vicia Faba* nicht etwa als Ausnahmefälle zu betrachten sind, sondern daß sie eine Folge der ganz allgemeinen nachteiligen Wirkung der Fixierungsmittel auf die physikalische Struktur des Protoplasmas sind. Es ist daher, wenn man die allgemeine Tragweite der Ergebnisse prüfen will, weniger darauf Gewicht zu legen, daß die beschriebenen Deformationen aus Leukoplasten stammen, als daß sie, ganz allgemein gesprochen, aus besonders abgegrenzten, flüssigen Inhaltskörpern des Protoplasmas hervorgegangen sind. Meine Ergebnisse deuten darauf hin, daß die gebräuchlichen Fixierungsmittel, ehe sie töten, gewaltsame Veränderungen in dem Gleichgewichtszustand der physikalischen Struktur der Zelle hervorrufen. So wird wegen der nicht momentanen Verbreitung des sehr verdünnten Fixierungsmittels [3]) in der ganzen Zelle die Grenzflächenspannung

1) Ich kann bemerken, daß ich in Wurzeln von *Allium*, die ich zwecks meiner Kernteilungsarbeit untersucht habe, keine mit den eben beschriebenen vergleichbare Bildungen gesehen habe.

2) Zusatz bei der Korrektur. Duesberg und Hoven, Anat. Anz., Bd. 36, 1910, Nr. 2/4 teilen neue Befunde von „Mitochondrien“ in Pflanzenzellen mit (in Blättern von *Tradescantia*, Keimlingen von *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*, *Allium porrum*).

3) Die Gewebe sind ja wasserhaltig. Je nach dem Eindringen der Fixierungsflüssigkeit wird daher diese mehr und mehr verdünnt.

zwischen jedem Inhaltskörper und dem umgebenden Protoplasma an verschiedenen Punkten der Oberfläche des flüssigen Körpers verschieden stark beeinflußt und verändert. Eine solche ungleichmäßige Veränderung der Oberflächenspannung eines Flüssigkeitstropfens resultiert unfehlbar in einer Deformation, d. h. an den Punkten, die eine erniedrigte Oberflächenspannung bekommen haben, tritt eine Ausbuchtung hervor, eine erhöhte Oberflächenspannung erzeugt eine Einsenkung an der betreffenden Stelle. Ein zähflüssiger Tropfen deformiert sich natürlich langsamer als ein leichtflüssiger. Daher beobachten wir nicht so starke Deformationen nach der Fixierung bei dem Zellkern wie bei den leichtflüssigeren Plastiden und dem noch leichtflüssigeren Protoplasma. Daß aber der Zellkern bisweilen sehr stark deformiert werden kann, auch in gut fixierten Präparaten, das weiß jeder Zytologe[1]); kleine Deformationen, Buckel usw., kommen fast bei jedem fixierten Kern vor. Die Deformationen der wenig widerstandsfähigen Leukoplasten werden natürlich viel auffallender, aber auch regelmäßiger in aller ihrer Mannigfaltigkeit. Daß alle diese Deformationen hier in so kurzer Zeit vor sich gehen, kann nicht verwundern, wenn man weiß, daß der Zellinhalt, speziell der Kern, zu sehr schnellen Ortsbewegungen bei Verletzungen usw. befähigt ist.

Und diese kurze Zeit macht auch, daß die Veränderungen uns überhaupt sichtbar werden. Denn kaum sind die durch die schwache Anfangskonzentration des eindringenden Fixiermittels hervorgerufenen Gestaltsveränderungen im Gange oder beendigt, so wirkt die steigende Konzentration momentan tötend, und der ganze Zellinhalt erstarrt, in dem Todesaugenblick uns also nicht den natürlichen Zustand des Protoplasten zeigend, sondern einen abnormen, einen heftigen Vergiftungszustand.

Warum die guten Fixierungsmittel mehr naturgetreue „Fixierungsbilder“ liefern, verstehen wir jetzt. Sie dringen erstens gleichmäßiger in das Gewebe ein, und zweitens töten sie schon bei sehr geringer Konzentration, d. h. die Zeit zwischen anfangender Giftwirkung und momentan tötender Giftwirkung wird sehr kurz.

Wir haben Beispiele von durch die gewöhnlichen Fixierungsmittel hervorgerufenen Deformierungen des Kerns und der Leukoplasten geliefert, wie verhält sich nun das übrige Protoplasma hierbei?

---

1) Über Veränderungen im Kerninneren vgl. Lundegård, Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium cepa* und *Vicia Faba*. Svensk. bot. Tidskr., Bd. 4, H. 3.

Die Deformationen beruhen, wie erwähnt, auf einer ungleichmäßigen Veränderung der Oberflächenspannung. Das lebende Protoplasma enthält aber zahlreiche Vakuolen verschiedener Natur und häufig sehr kleine Vakuolen. Es ist klar, daß sich diese Vakuolen, mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume oder Waben, wie man sie nun nennen will, bei Giftwirkungen ähnlich verhalten werden wie die individualisierten Bestandteile des Protoplasten. Denn die Wände dieser Vakuolen oder Waben verhalten sich gegen das umgebende übrige Plasma ganz ebenso wie diejenigen der Plastiden und des Kerns. Daher erleiden auch die Vakuolen bei der Fixierung ähnliche Deformierungen wie die Leukoplasten. Sie werden ausgezogen. Und in dieser Weise möchte ich die häufigen Fadenbildungen im Protoplasma in meinen Präparaten (besonders in den CrO_3-Präparaten, vgl. Fig. 7 und 19) erklären. Denn im Leben sind ähnliche Fadenbildungen selten zu sehen. Das Protoplasma bei *Vicia Faba* ist im Leben emulsionsartig oder wabig (vgl. Fig. 22 bis 24, Taf. VIII). In den fixierten Präparaten ist es fädiggerinnselig.

Kehren wir nun zu den oben zitierten Literaturangaben zurück, so können wir also sagen, daß, wenn sie fixiertes Material betreffen, außerordentlich wenig dafür bürgt, daß nicht ähnliche Deformierungen vorliegen wie diejenigen, die wir beschrieben haben. Dabei liegt es weniger daran, ob die Körper Leukoplasten, andere Plastiden oder nur Eiweißvakuolen sind. Auch solche Lageveränderungen wie diejenigen, die in der Systrophe der Chromatophoren vor sich gehen, dürften ebenso anderen geformten Plasmaeinschlüssen zukommen.

Nach alledem dürfte es klar sein, daß noch weitere, eingehende Untersuchungen über die Natur der von Tischler, Smirnow und Meves beschriebenen eigentümlichen Inhaltskörper angestellt werden müssen, ehe man sich über deren wahre Natur zu äußern wagen kann; daß sie aber, ihrem Aussehen und der Behandlung der Objekte nach zu urteilen, mit den von mir beschriebenen Deformationen und Verlagerungsprodukten von Leukoplasten bei *Vicia Faba* in vielen Punkten übereinstimmen oder Ähnlichkeiten zeigen.

II.

Nun haben aber diese in Tapetenzellen oder anderorts aufgefundenen Bildungen (vgl. die oben zitierten Arbeiten Zimmermanns, Swingles, Lagerheims, Schniewind-Thies', Tisch-

lers, Meves', Smirnows) u. a. hypothetische Auslegungen erfahren und zwar durch Tischler (1906) und Meves (1904, 1908). Diese Forscher wollen nämlich glaublich machen, daß die erwähnten Bildungen den tierischen „Chromidien“ oder „Chondriosomen“ homolog sind. Tischler behauptet so, daß diese Strukturen von dem Chromatin des Kerns abstammen, und Meves behauptet, daß die selben Strukturen keineswegs nuklearen Ursprungs, sondern daß sie „Vererbungsträger“ sind und die „Qualitäten des Protoplasmas“ tragen.

Tischler, welcher sich den Gedankengängen Goldschmidts anschließt, beweist, daß die Stäbchen oder Fäden in den Tapetenzellen von *Ribes* von dem Kern herrühren, in folgender Weise. Zu einem gewissen Zeitpunkt zeigen die ruhenden Kerne der Tapetenzellen Chromatinansammlungen, „die an Chromosome erinnern“. In Analogie mit den Befunden Rosenbergs (1899) zieht er daraus den Schluß, daß sie stark funktionieren. Dann soll eine Periode eintreten, in der die Plasmastrukturen stark vermehrt werden, während die Chromatinmenge abnimmt. Tischler folgert hieraus, daß das Chromatin in das Protoplasma hinübergewandert und zu „Chromidien“ geworden ist[1]). Außer den ganz allgemeinen Einwänden gegen eine solche Auffassung, welche wir vorher erhoben, sei an dieser Stelle folgendes bemerkt.

Wenn Tischler glaubt, daß eine gleichzeitige Zunahme der Protoplasmabildungen und Abnahme des Chromatins einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden beweist, kann ich ihm entgegenhalten, daß in den *Vicia Faba*-Wurzeln eine gleichzeitige Zunahme der Zahl und Masse der Leukoplasten und Abnahme des Chromatins stattfinden kann. Wenn eine Zelle altert, ist es eine häufig gemachte Beobachtung, daß die Menge des Chromatins vermindert wird. Wenn die Zellen in der Wurzelspitze altern, d. h. wenn sie außerhalb der Vermehrungszone in die Streckungszone kommen, zeigt sich in ihnen eine erhebliche Vermehrung der Leukoplasten und zugleich eine Zunahme an Stärkemenge, was in einer Volumvergrößerung der letzteren resultiert. In meinen mit deformierten und systrophierten Leukoplasten ausgestatteten Präparaten kann ich ganz ähnliche Beobachtungen wie Tischler und Jörgensen machen. Die ruhenden, chromatinarmen Zellen der Epidermis

---

1) Jörgensen (1910) hat in seiner soeben erschienenen Abhandlung eine analoge Beobachtung bei der Eibildung der Schwämme gemacht und daraus denselben Schluß wie Tischler gezogen.

besitzen massenhaft Plasmastrukturen, während die in reger Vermehrung begriffenen, chromatinreichen Zellen des Urmeristems nur spärlich mit Plasmastrukturen ausgerüstet sind. — Tischlers Annahme ist also unbewiesen. —

Für seine Annahme, daß die pflanzlichen Strukturen in Tapetenzellen usw. mit den Chondriosomen identisch sind, hat Meves (1904, 1908) keine anderen Beweise als das ähnliche Aussehen der Bildungen. Ebenso ist es mit Duesberg und Hoven (1910).

Das in diesem Aufsatz Angeführte dürfte mit überzeugender Schärfe gezeigt haben, wie außerordentlich unsicher alle Homologisierungen sind, die sich nur auf eine äußerliche Form stützen (wenn es sich um Plasmastrukturen handelt).

Die von mir aufgefundenen Bildungen bei *Vicia* ähneln fast überraschend den sog. Chondriosomen, und doch kann es wohl niemand einfallen, sie mit ihnen jetzt zu homologisieren. — Gleichen doch die *Vicia*-Strukturen auch häufig Spiremfäden (Fig. 5, Taf. VI, Textfig. 2, S. 330), längsgespalteten Chromosomen (Fig. 5, 31 usw.), Doppelgamosomen (Fig. 8, Taf. VI, Textfig. 5, S. 338)! —

Smirnow (1906) äußert sich vorsichtig über die etwaige Natur seiner Strukturen, die jedoch den Mitochondrien ebenso sehr oder gar mehr ähneln, als den Tapetenzellstrukturen. Er kann sie nicht mit den „Mitochondrien und Golgischen Strukturen“ identifizieren.

Neuerdings hat M. von Derschau an der Hand von ihm aufgefundener Plasmabildungen in *Fritillaria*, *Lilium*, *Osmunda* und *Vicia* sehr eigentümliche Ansichten über die „pflanzlichen Mitosen, Centren, Blepharoplasten“ mitgeteilt (Derschau 1908). Die übrigens recht unklaren Ausführungen des Verf.s „verfolgten vor allem den Zweck, zu zeigen, daß in den Pollen-Sporenmutterzellen resp. Gewebezellen höherer Pflanzen die Spindelbildung stets auf der Grundlage chromidialer, dem Kern entstammender Substanzen basiert, daß ferner letztere ein Wachstum im Cytoplasma erfahren und zu den „Sphären“ sich entwickeln“.

Es kann nicht meine Absicht sein, auf eine Besprechung solcher Hypothesen einzugehen, deren zugrunde liegendes Tatsachenmaterial, den Abbildungen des Verfassers nach zu urteilen, recht mangelhaft ist. Was die wenigen und undeutlichen Figuren von Wurzelmeristemzellen bei *Vicia Faba* betrifft, so ist es möglich, daß die kugeligen Gebilde, die zu „Sphären“ erhoben werden, die Leukoplasten vorstellen. Ich will bemerken, daß ich das Fixierungs-

mittel des Verf.s nicht aus eigener Erfahrung kenne[1]), ich habe aber in meinen Präparaten niemals eine solche Anordnung der Leukoplasten wie in den Figuren Derschaus gesehen.

In einer soeben erschienenen Arbeit berichtet Ch. J. Chamberlain (1909) über eigentümliche Plasmaeinschlüsse, die ihm beim Studium der Spermatogenese in *Dioon edule* aufgefallen sind. Chamberlain hat in den frühen Stadien der Spermatogenese in dem Plasma der Mutterzelle der Spermatozoen „black granules“ und „gray bodies“ beobachtet. Die schwarzen Körner sollen nach Chamberlain ausgewanderte Chromatinkörner sein. Die grauen Körper sollen aus diesen durch Flüssigkeitsaufnahme entstehen. Gegen die Annahme Chamberlains, daß die kleinen schwarzen Körner in dem Protoplasma nuklearen Ursprungs seien, spricht nun das, was wir in dem ersten Teil bei Besprechung der Chromidiumhypothese anführten. In den Figuren Chamberlains erblickt man keine Pseudopodien, die sehr kleinen Körner liegen einfach der glatten Kernmembran an (a. a. O. 1909, Fig. 11—14, Taf. XV). Die Vermutung Chamberlains, daß die „black granules“ Chromatintröpfchen sind, die die in der frühen Prophase etwas aufgelockerten, aber „still recognizable“ Membran durchbrochen haben, oder „that the granules could pass by osmosis through a membrane with such a structure as a physiologist might imagine the nuclear membrane to have“, muß also noch als unbewiesen betrachtet werden[2]).

Soeben erschien eine Abhandlung von Farmer und Digby über die Cytologie einiger hybrider Farne. Die Verfasser glauben gefunden zu haben, daß Chromatintröpfchen während der früheren Stadien der heterotypischen Mitose in das Protoplasma herausgeworfen werden. Ebenso soll ein Chromatinaustritt während der Telophase und auch in gewöhnlichen Mitosen stattfinden. — Es sei an dieser Stelle hervorgehoben, daß schlechte Fixierung häufig ein Ausschleudern von Kernteilchen verursacht, was bei ausschließlicher Verwendung von getötetem Material wohl zu bemerken ist. Dadurch können auch Pseudopodien vorgetäuscht werden.

---

1) In einer Arbeit 1907 erwähnt v. Derschau, daß Iridiumchlorid zur Fixierung Verwendung gefunden hat.

2) Auch bei *Dioon* scheint nach Chamberlain das Auftreten der Plasmabildungen zu einer Zeit einzutreffen, wo „the nucleus no longer stains sharply, the reticulum appearing very faint, and even the nucleolus and larger chromatingranules taking scarcely any stain“. Vgl. das oben über die Angaben Tischlers und Jörgensens Gesagte.

Auch bei niederen Pilzen hat man bisweilen in fixierten und gefärbten Präparaten Bilder gesehen, die als Auswanderung von „Karyosomen" oder „Chromatinkörnern" gedeutet werden. So nenne ich die Arbeiten von S. Ikeno (1903) und Griggs (1909). Die Kernverhältnisse scheinen hier bedeutend von denjenigen bei höheren Organismen abzuweichen, jedoch bedürfen diese Angaben nach dem oben Gesagten einer nochmaligen Prüfung.

Nachdem wir uns also etwas mit denjenigen Angaben der botanischen Literatur beschäftigt haben, die in irgend einer Weise unser Thema berühren, scheint es mir geboten, einige Parallelen zwischen meinen experimentellen Ergebnissen und den uns vorher bekannten Angaben über Protoplasmastrukturen in zoologischen Objekten zu ziehen. Dabei kann es sich natürlich nur um Analogien handeln, es scheint mir aber, daß solche Vergleiche in kritischer Hinsicht nicht zu unterschätzen sind, da doch die tierische Zelle und die pflanzliche Zelle nach demselben Plan aufgebaut sind und in groben Zügen übereinstimmende chemische wie auch physikalische Organisation haben.

Zunächst bemerken wir, daß die mannigfaltigen, unter dem Namen Chromidien, Chondriosomen usw. beschriebenen Strukturen physiologisch recht unbekannt sind. Nur die Untersuchungen Goldschmidts und Reichenows ergeben als Resultat, daß die Chromidien sich bei erhöhter Zelltätigkeit vermehren. Außerdem scheinen zahlreiche vergleichend anatomische Untersuchungen auf mannigfaltige Differenzierungsprodukte von Chromidien und Chondriosomen zu deuten. Solche Befunde geben aber keinen Aufschluß über die physiologische Natur, sie sprechen außerdem eher gegen als für die Annahme, daß die Strukturen, als morphologische Individuen betrachtet, dauernde Bestandteile des Plasmas sind.

Betrachten wir also die vorzugsweise Plazierung der Chromidien in der Nähe des Kerns. Diese Plazierung kann, wie schon oben (s. erster Teil) angedeutet, sehr ungezwungen aus einer stoffaustauschlichen Beziehung zwischen Kern und Chromidien verstanden werden. Wir haben aber im vorhergehenden noch andere Faktoren kennen gelernt, die die Ursache einer solchen Lagebeziehung in fixierten Präparaten sein können. Es sind die durch die Fixierungsflüssigkeit hervorgerufenen und dann fixierten Vergiftungserscheinungen. Ein Teil von diesen könnte unter die Schimpersche Benennung Systrophe einbezogen werden.

Nach den Angaben Meves' (1908) sollen die Chondriosomen in somatischen Zellen, in fixiertem Material, bisweilen eine Anordnung um den Kern haben (vgl. seine Figuren 1908), und seit langem ist bekannt, daß die Chondriosomen bei den Spermatocytenteilungen die Spindel mantelförmig umgeben. Dabei müssen die engen Raumverhältnisse mit in Betracht gezogen werden. In den Zellen des Hühnerembryos dagegen scheint nach Meves (a. a. O. 1908, S. 840) „der Ablauf einer Mitose auf das Verhalten und die Lagerung der Mitochondrien und Chondriokonten gänzlich ohne Einfluß zu sein. Die Mitochondrien erhalten sich während der Teilung als solche und nehmen keine besondere Anordnung an; ebenso bleiben auch die Chondriokonten unregelmäßig durch den Zelleib verteilt."

Die unten noch zu erwähnenden Angaben über „Chondriodierese" und die eigentümlichen Lageänderungen der Chondriokonten bei den Spermatozytenteilungen, die an „Sondermitosen" (Benda 1902, S. 748, Meves) erinnern können, beruhen wohl auf passiven Gestaltsänderungen, durch Adhäsionsverhältnisse und die Symmetrieänderungen verursacht, und finden Gegenstücke in den Teilungserscheinungen der Chlorophyllkörper niederer Pflanzen (Diatomeen, grüner Algen). Auch verweise ich auf die Angaben unten über die Lage der *Vicia*-Leukoplasten während der Mitose.

Nach den Angaben Bendas scheinen die Mitochondrien, die ja auch im Leben sichtbar sind, keine bevorzugte Stellung im Zellleib einzunehmen.

Die Chromidien dagegen sollen nach zahlreichen Angaben häufig an dem Kern gelagert sein, und ich habe schon oben meine Abbildungen mit denen der Chromidialforscher verglichen.

Es ist, wie mir scheint, nach alledem die Möglichkeit nicht auszuschließen (die Chromidien der Metazoen sind meines Wissens nicht im Leben gesehen worden), daß diese Lagebeziehungen wenigstens zum Teil auf der Fixierung beruhen, und dabei spielt es keine besondere Rolle, welche physiologische Natur die betreffenden Gebilde haben.

Noch allgemeiner scheinen, meinen Versuchen nach zu urteilen, die Gestaltsveränderungen etwaiger geformter Bildungen in dem Protoplasma bei der Fixierung zu sein. Die *Vicia*-Leukoplasten, die im Leben meistens rund sind, werden durch die Fixierung fädig ausgezogen, oder sie kleben sich aneinander und formieren lange Ketten (was vielleicht zu der Systrophe gehört). Da nun die An-

gaben über lebende Chromidien, Chondriokonten usw. sehr spärlich sind, und da außerdem meine deformierten Leukoplasten häufig täuschend an die zoologischen Strukturen erinnern, so kann man nicht umhin, die Vermutung auszusprechen, daß viele dieser Strukturen Artefakte sind, in dem Sinne nämlich, daß sie Deformierungsprodukte im Leben anders (und einfacher?) geformter Bildungen darstellen. Jedenfalls muß man fürderhin solche morphologischen Untersuchungen viel vorsichtiger und sorgfältiger treiben, um sicher zu sein, daß die in fixierten Präparaten sichtbaren Bildungen wirklich naturgetreu sind.

Die Mitochondrien sollen, wie schon der Name sagt, zumeist aus Körnern aufgebaut sein. Daß man solche Angaben jetzt sehr vorsichtig aufnehmen muß, leuchtet ein. Denn Fadenketten können ja auch artifiziell erzeugt werden.

Meves (1902) hat bläschenartige Mitochondrien beschrieben, die aus einer mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Schale und einem helleren Inhalt bestehen sollen; Goldschmidt (1904) gibt auch ähnliche Schilderungen seiner Chromidien (vgl. auch Meves 1908, S. 834). Auch die Chondriokonten in den Spermatocyten der Honigbiene sind nicht solid, sondern „stellen Röhren dar, deren Wandung intensiver färbbar ist". Ich verweise zum Vergleich auf meine Abbildungen (Fig. 11, Taf. VI; Textfig. 3, 4; Fig. 13, 14, 17, 18, Taf. VII).

Die neueren Angaben über eine „Doppelfadenbildung" (Benda glaubt nicht daran, a. a. O., 1902, S. 771) in den Spermatocyten erinnern lebhaft an das Verhalten der *Faba*-Leukoplasten (vgl. auch Smirnow 1906). —

Wie zuvor erwähnt, vermehren sich die Leukoplasten in den Wurzelzellen von *Vicia Faba* ganz erheblich bei erhöhter Nahrungszufuhr, z. B. in peptonisierten Wurzeln. Nach Goldschmidt und Reichenow sollen die Chromidien bei erhöhtem Stoffumsatz an Zahl und Masse bedeutend zunehmen. — In den Pepton-Präparaten sind die kleinen Leukoplasten so zahlreich, daß die Bilder häufig lebhaft an zoologische Mitochondrienabbildungen erinnern. —

Solche Übereinstimmungen, wie die hier aufgezählten, zwischen Bildungen, die sicher physiologisch sehr verschieden sind, mahnen zur Vorsicht bei physiologischer Verwertung morphologischer Befunde und Homologisierungen. Sie lehren uns, was wir zuvor hervorhoben, daß die äußere Form eines Körpers in dem Plasma keine nähere Beziehung zu seiner Zusammensetzung hat, daß man außer-

ordentlich vorsichtig sein muß, wenn man in unserem Gebiet, wo wir fast nur mit fixiertem Material operieren, Folgerungen aus der Gestalt oder den Lageverhältnissen der Teile des Protoplasten auf ihre Funktion machen will.

Wenn man das Problem der Protoplasmastrukturen unter einen allgemeinen physiologischen Gesichtspunkt zu bringen versucht, so findet man, daß mehrfach geformte Bildungen in dem Protoplasma vorhanden sein können, ohne daß sie stetige, individuelle Inhaltsbestandteile, wie die Plastiden, sind. Ich brauche nur an die einfachsten aller solcher zufälligen Bildungen, die Tröpfchen von Fett, Öl, Harz, Gerbstoff usw. zu erinnern. In dem Protoplasma, das aus so außerordentlich vielen chemischen Körpern gemischt ist, die die Lösungsverhältnisse so kompliziert machen, wo in dem Betrieb Körper ausgefällt und aufgelöst werden unter stetigem Wechsel des Ortes, können die physikalischen Kräfte wegen der Kleinheit des Raumes und der freien Substanzmengen zu mannigfaltigen Massenaggregationen führen, die nur unter denaugenblicklich herrschenden inneren und äußeren Bedingungen konstant sind[1]).

Daß im lebenden Protoplasma Fäden entstehen und wieder verschwinden können, ist seit langem bekannt. Im Protoplasma befinden sich suspendiert zahlreiche Bläschen, Tröpfchen, von flüssiger Konsistenz, die wohl chemisch sehr verschiedenartig sein können. Sie neigen häufig dazu, sich in Ketten anzuordnen, wie Nägeli, Flemming, Schleicher u. a. angegeben haben.

N. Gaidukow (1906) hat neuerdings gefunden, daß die „Protoplasma-Ultramikronen“, wie er mit dem Ultramikroskop nachweisbare kleine, nicht gelöste Teilkörper des Protoplasten nennt, in dem äußeren Protoplasma, Hyaloplasma, ein Netzwerk bilden.

---

1) Daneben müssen die Betreiber der zytologischen Technik immer vor Augen haben, daß homogene Eiweißlösungen bei Gerinnung strukturierte Fällungsbilder geben (vgl. A. Fischer 1899). So kann es z. B. eintreffen, daß die vorher beschriebenen langen Fäden in der Grundmasse des Plasmas Fällungsprodukte sind, und wenigstens z. T. dürften sie es wohl sein. Die Schwierigkeit, zu entscheiden, was präformiert ist und was Fällungsprodukt, ist manchmal recht groß, weil gewisse Strukturierungen sowohl im Leben als durch Ausfällung entstehen können. Ich erinnere an die Waben- und Netzstrukturen im Kern und Protoplasma. Auf die weitläufige Literatur kann nicht eingegangen werden; man vgl. vor allem die Arbeiten Fischers, Bütschlis, Tellyesnizckys und Bergs, auch die früheren Arbeiten Flemmings. In *Vicia Faba* entstehen Fäden noch in einer anderen Weise, nämlich durch Ausziehung der Leukoplasten. Man vgl. die Abbildungen und das auf S. 352 f. Gesagte.

Häufig hat man die Veränderlichkeit solcher Strukturen im Leben gesehen (vgl. z. B. Flemming 1882), oder gar eine schnelle Bewegung der einzelnen Fäden observiert (siehe Schleicher 1879, Flemming u. a.). Bei pflanzlichen Objekten sind ähnliche Beobachtungen bisweilen gemacht worden.

So finde ich bei Berthold (1886) eine Angabe über „glänzende, homogene Fädchen von verschiedener Länge und mit torulösen Auftreibungen versehen“, die massenhaft im plasmatischen Wandbelag von *Bryopsis* vorkommen sollen. „Sie wechseln langsam ihre Lage, zerfallen gelegentlich und verschmelzen auch wohl miteinander“ (a. a. O., S. 60). Ähnliche Beobachtungen hat derselbe Forscher bei *Saprolegnia, Vaucheria, Callithamnion* und *Ceramium*-Arten gemacht.

Lauterborn schreibt 1893, daß das Plasma bei *Pinnularia, Surirella* und anderen Diatomeen außerhalb der Chromatophoren und bei *Surirella* auch zwischen ihnen „in ein unregelmäßiges Geflecht feiner Fäden differenziert war“ (a. a. O., S. 183). „Diese Fäden besitzen die Fähigkeit, langsam schlängelnde oder pendelnde Bewegungen auszuführen, sowie auch teilweise ihre gegenseitige Lage zu verändern, indem z. B. an irgend einer Stelle eine Anastomose eingezogen oder an einer anderen eine solche neu gebildet wird“.

Außerdem sei an die eigentümlichen Strahlungen, die in tierischen Eiern und den Sporenmutterzellen von *Isoëtes* (Fitting 1900) beobachtet worden sind, erinnert. Mit diesen wenigen Beispielen ist natürlich die Mannigfaltigkeit der inkonstanten Protoplasmastrukturen keineswegs erschöpft.

Diese Strukturen unterscheiden sich jedoch von den Plastiden dadurch, daß sie nicht morphologisch individuell sind. Das heißt, sie entstehen und verschwinden, und jedesmal sind es neue Substanzteile, die sich an ihrer Bildung beteiligen. Die Plastiden dagegen haben eine selbständige Assimilationstätigkeit[1]) und können nie spontan entstehen.

Jene Bildungen besitzen demnach nur eine untergeordnete morphologische Bedeutung (sofern sie nicht physiologisch individuell sind), physiologisch können sie dagegen sehr interessant

---

1) Dies ist nun a priori nicht für die eben erwähnten Strukturen ausgeschlossen, wenn auch weniger wahrscheinlich. Dagegen kann es sehr wohl eintreffen, daß gewisse unter ihnen physiologisch individuell sind, in den Fällen, wo sie nur aus gewissen bestimmten chemischen Verbindungen entstehen können.

sein, da sie das Spiel der herrschenden physikalischen Kräfte abspiegeln. —

Früher wollte man aber annehmen, daß die Grundmasse des Protoplasmas ein festes Skelett besäße, m. a. W., daß das Gerüstwerk des Plasmas morphologisch individuell und also den Plastiden vergleichbar wäre. In dieser Weise entstanden die vielen Hypothesen über die Protoplasmastruktur, auf deren Ausarbeitung häufig viel Scharfsinn verwendet worden ist.

Oben sind wir zu der Auffassung gekommen, daß die Begriffe Chromidium, Chondriosomen in ihrer jetzigen Fassung unhaltbar sind, d. h. es existieren keine Beweise dafür, daß die Chromidien aus dem Kern herauswandern, oder daß die Chondriosomen eine gemeinsame Funktion haben, bezw. „Vererbungsträger" sind.

Dafür, daß, wie wir schon vorher äußerten, diese Begriffe physiologisch sehr verschiedenartige Dinge auf eine Linie stellen, sprechen außerdem die Angaben über „Differenzierungsprodukte" (Meves 1908 u. a.) der Mitochondrien usw. oder über Umwandlung von Chromidien in Chondriosomen (Goldschmidt 1909).

Um einen Vergleich zu ziehen: Die Mitochondrienlehre erinnert lebhaft an die Operationen, die mit dem alten Hansteinschen Begriff „Mikrosomen" ausgeführt worden sind. Wie viele Angaben über Zellhautbildung u. a. m. beziehen sich nicht auf diesen Terminus! Ich kann Berthold beistimmen, wenn er sagt: „Es dürfte aber doch vielleicht besser sein, dieses zusammenfassende Fremdwort zu vermeiden. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß sie je nach den Einzelfällen von sehr verschiedener Natur und Zusammensetzung sind, wenn darüber auch nichts Sicheres bekannt ist und wenig Aussicht vorliegt, daß wir sobald etwas Sicheres erfahren werden" (1886, S. 61).

Wenn wir unsere obigen Ausführungen auf die Lehre von den Chromidien und Mitochondrien usw. übertragen, so bemerken wir sogleich, daß man überhaupt nicht weiß, ob die genannten Strukturen irgend eine Individualität haben. Es kann eintreffen, daß man unter ihnen morphologisch individuelle Bildungen, den pflanzlichen Plastiden vergleichbar, findet, Bildungen also, die eine ganz bestimmte Stoffwechselfunktion haben und unerläßliche Glieder in dem Leben der Zelle darstellen, es kann eintreffen, daß viele der Strukturen nur physiologisch individuell sind, d. h., daß sie etwa wie Stärke, Fettarten, Harz usw. Ablagerungen sind, die wegen

ihrer immer gleichen chemischen Zusammensetzung konstante physikalische Gestalten annehmen, und es kann endlich eintreffen, daß die Chromidien und Mitochondrien z. T. aller Individualität mangeln, daß sie z. T. ganz zufällige Tröpfchen und Fäden von inkonstanter Zusammensetzung sind.

Wie kann man unter solchen Umständen eine Chromidienlehre und eine Mitochondrienlehre aufbauen? Das einzige, was das zerstreute Material unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenhielt, hat sich als unbewiesen oder nicht stichhaltig herausgestellt. Es ist unbewiesen, daß die Chromidien aus dem Kern austreten und es ist nicht stichhaltig, daß analoge Färbung auf analoger chemischer Zusammensetzung beruht, oder daß identische Formen identischen oder analogen Inhalt bedeuten.

Nicht ohne Interesse ist das Verhalten der Leukoplasten während der Karyokinese. In ruhenden Zellen nehmen sie im Leben, wie oben erwähnt, eine zerstreute Anordnung an, jedoch mit einer gewissen Vorliebe für die Nachbarschaft des Kerns. Teilungszustände des Kerns können im Leben nicht unterschieden werden, daher muß die Plazierung der Plastiden während der Karyokinese an konserviertem Material studiert werden. Da es sich jedoch hier nur um grobe Züge handeln kann, kommen die durch die Fixierung verursachten Verlagerungen weniger in Betracht.

Während der Prophase nehmen die Plastiden meistens eine zerstreute Anordnung in dem Plasmaleib an, in der Metaphase sind sie schon deutlich bipolar lokalisiert.

Sie sammeln sich häufig in zwei Gruppen an den künftigen Spindelpolen (Fig. 7, 8, Taf. VI), bleiben dort während der Anaphase, um in der Telophase wieder eine zerstreute Anordnung um die beiden Tochterkerne einzunehmen (Fig. 9, Taf. VI). Diese erhalten also von der Mutterzelle je eine Portion Leukoplasten.

Auf Querschnitten durch Wurzelspitzen sieht man bisweilen, daß die deformierten, ausgezogenen Leukoplasten von der Membran gegen die Zellmitte, die von der Spindelfigur eingenommen wird, strahlen. Besonders deutlich habe ich dieses auf dem schon erwähnten Querschnitt durch eine in starkem Flemmingschem Gemisch fixierte Wurzel beobachtet. In Textfig. 4 (S. 336) ist ein besonders schöner Fall wiedergegeben. Nur ein paar Chromosomen befanden sich in dem Schnitt, und sie waren entfärbt, während die ausgezogenen Leukoplasten die Farbe energisch zurückgehalten hatten.

Daß die radiäre Anordnung im Leben vorkommt, ist wohl nicht anzunehmen, denn die Form der Leukoplasten ist ja eine anormale. Man kann diese Anordnung auf die gleiche Linie mit der Systrophe (Kernumlagerung) in ruhenden Zellen stellen (Textfig. 3 [S. 334] die aus demselben Präparat entnommen ist, vgl. auch Textfig. 2 [S. 330). Die regelmäßige, radiäre Anordnung deutet auf ein Eindringen des Fixierungsmittels gleich schnell von allen Seiten der Zelle her. Nun ist es freilich nicht ausgeschlossen, daß eine schwache radiäre Tendenz sich in dem Leben schon bemerkbar macht. In der Metaphase finden ja häufig Strömungen in dem Protoplasma statt, die eine radiäre Anordnung hervorrufen können. (Man vergleiche die während der Karyokinese bei Tieren und Pflanzen beobachteten Strahlungen.) Leider kann man dies nicht an lebendem Material entscheiden.

Die Stärkebildner selbst vermehren sich durch Teilung. An fixiertem Material ist es selbstverständlich wegen der häufigen Verklebungen und Aneinanderlagerungen derselben schwer zu entscheiden, ob eine wirkliche Fragmentierung vorliegt oder nicht. Die Frage ist jedoch von untergeordneter Bedeutung, denn die Vermehrung der Plastiden geschieht jedenfalls unabhängig von der Karyokinese. Die scheinbare Längsspaltung der verklebten Leukoplasten darf nur nicht mit einer wirklichen Zweiteilung verwechselt werden!

Offenbar sind die erwähnten Lageveränderungen der Plastiden nur passiv, durch die Umgestaltungen im Protoplasma bedingt.

In der Prophase zeigt das Plasma eine mehr oder weniger deutliche polare Anordnung, eine Anhäufung an den Stellen, wo in der Metaphase die Pole der Kernspindel plaziert werden[1]). Es liegt nichts Überraschendes darin, daß die Leukoplasten der Strömung des Protoplasmas gehorchen (man kann z. B. die Ausführungen Bertholds 1886, Kap. 4 vergleichen).

Daß sie nur passiv mitgerissen werden, sieht man noch klarer daraus, daß häufig keine polare Anhäufung zu sehen ist. Die Leukoplasten können eine Mantelschicht um die karyokinetische Figur bilden (Fig. 14, Taf. VIII) und werden dann in zwei Haufen nur durch die Scheidewand gesondert. Besonders schöne Präparate, die diese Vorgänge auf das deutlichste hervortreten lassen,

---

1) Anderorts soll dieser Vorgang näher geschildert werden. Vgl. Lundegård, a. a. O., 1910.

habe ich aus den in Pepton kultivierten Wurzeln erhalten. Mit Safranin-Gentianaviolett färben sich alle Zellstrukturen leuchtend rot, die Leukoplasten bilden zahlreiche, ziemlich kleine Bläschen von himmelblauer Farbe.

Wenn man ein Präparat aus einer mit CrO_3 behandelten Wurzel flüchtig betrachtet, könnte man leicht von dem Gedanken ergriffen werden, daß die langen Schläuche oder Ketten in dem Protoplasma einen selbständigen, mit der Kernteilung gleichzeitigen Teilungsprozeß durchmachten. Man denke an die polare Anordnung (Fig. 7, 8, Taf. VI) und die scheinbare Längsspaltung (Fig. 5, 8, Taf. VI, Textfig. 2, 5)! Vielleicht ist ein solches Schicksal den Herren E. Giglio-Tos und L. Granata (1908) begegnet, als sie eine „Chondriodierese", d. h. eine Art Mitose für die Chondriosomen, konstruierten.

Die Leukoplasten folgen wohl bei ihren Lokalisationsänderungen denselben Gesetzen wie die Pigmentkörner und andere kleine Inhaltskörper tierischer Zellen (wohl auch die Fadenkörner, Benda, 1902, S. 765).

Flemming schreibt in seinem Zellenbuche: „Wo Körner in der Zellsubstanz vorhanden sind, werden diese (in der Prophase) zu zwei Gruppen zusammengeschoben, die ungefähr zu den Polen zentriert sind". Gleichzeitig bemerkt er, daß diese Anordnung nur deutlich in schwach pigmentierten Zellen zu sehen ist, „weil an sehr stark pigmentierten Epithelien . . . . Farbstoffkörner so dicht durch die ganze Zelle verteilt bleiben, daß Polaranordnungen nicht zu erkennen sind" (a. a. O., 1882, S. 199).

In den Wurzelzellen von *Vicia Faba* zeigt sich auch polare Anordnung deutlicher in plastidenarmen Zellen, also in denjenigen der Vermehrungszone. In der Streckungszone, in der Epidermis und im Periblem in gewöhnlichen Präparaten und auch in Pepton-Präparaten sind die Leukoplasten erheblich zahlreicher, und die polare Anordnung ist dort auch schwerer zu erkennen.

Ähnliche Lokalisationsverhältnisse wie die von Flemming beschriebenen, beobachtete Fitting bei Stärkekörnern (+ Leukoplasten?) in den Makrosporenmutterzellen und bei den Tetradenteilungen von *Isoëtes* (Fitting 1900). Hierher gehören wohl auch die von H. Fischel in Echinodermeneiern observierten Körnchenwanderungen (Fischel 1899). Auf die von Rhumbler (1900) erfundene Erklärung dieser Wanderungen, der ich nicht beitreten kann, soll hier nicht eingegangen werden. —

In Zusammenhang mit diesen Lokalisationsverhältnissen der Leukoplasten während der Karyokinese kann hervorgehoben werden, daß unsere Ergebnisse an *Vicia Faba* auch ein Argument gegen die teleologischen Argumente, die die Verteidiger der Theorie von dem Kern als Vererbungsträger aufgestellt haben, ausmachen. Häufig hat man nämlich darauf das Gewicht gelegt, daß das Protoplasma einfach gebaut oder strukturarm ist, während der Kern eine komplizierte Struktur besitzt, die auf eine hohe Organisation zu deuten scheint, eine Organisation, die durch die sinnreichen Umwandlungen während der Karyokinese sich vortrefflich zu einer minutiösen Zweiteilung zu eignen scheint (Roux 1883). Besonders hat man die „Umformung der Kernsubstanz (besonders des Chromatins) in einen außerordentlich langen, allerfeinsten Faden und die Längsspaltung desselben“[1]) betont. Diese morphologischen Tatsachen hat man dann für die Kernvererbungshypothese verwertet (vergleiche Teil I).

Was lehrt uns nun *Vicia Faba?* Daß wir in den Präparaten[2]) Plasmastrukturen erblicken, die ebenso kompliziert gestaltet sind wie diejenigen des Kerns. Wir sehen hier Spiremen, Chromosomen und Doppelgamosomen ähnelnde Bildungen in brüderlicher Gemeinschaft! Also ist es klar, daß ein Argument, der sich nur auf die Gegenwart solcher Strukturen stützt, ziemlich schwach ist.

Aber *Vicia Faba*, die gemeine Buffbohne, hat auch etwas gegen die Mevessche Auffassung zu sagen. Sie lehrt, daß Strukturen überhaupt in zytologischen Präparaten kein Zeugnis für ein Vererbungssubstrat sind. Denn man wird wohl nun die Leukoplasten nicht als Vererbungsträger des Plasmas ansehen wollen?

Zuletzt sei es mir gestattet, mit einigen Worten die physiologische Seite meiner Befunde zu streifen.

Leukoplasten sind Stärkebildner, die unter gewissen Bedingungen in Chloro- oder Chromoplasten übergehen können[3]). Über

1) Zitiert nach O. Hertwig 1909, S. 30. In Parenthese sei erwähnt, daß nicht alle Spireme lang und fein sind. In *Vicia Faba* habe ich sowohl lange als kurze und dicke Spireme in demselben Stadium gesehen. Außerdem geschieht die Zweiteilung nicht im Spiremstadium, sondern meistens schon in dem der Prophase, Ruhestadium oder gar schon früher, wie ich in meiner demnächst erscheinenden Kernteilungsarbeit zeigen werde. Siehe Lundegård 1910.

2) Zu bemerken ist, daß die Angaben über den Kernteilungsmechanismus, bezw. über die Längsspaltung, nur an der Hand zytologischer Präparate gemacht sind!

3) Die gegenteiligen Angaben von Belzung, Eberdt und Königsberger beruhen nach Zimmermann (1894, S. 92) „zum großen Teil auf sehr unzureichenden

die Einzelheiten dieser Metamorphosen sind wir jedoch, soweit ich die Literatur kenne, recht spärlich unterrichtet. Durch die Untersuchungen von Schimper (1883) und Schmitz (1883, 1884) wissen wir, daß die Plastiden höchst wahrscheinlich nur aus ihresgleichen entstehen können, m. a. W., daß sie (morphologisch und physiologisch) individuelle Bildungen sind.

Meine Befunde stimmen auch damit gut überein. Es wäre schwer zu verstehen, wie die Wurzelhaube Leukoplasten enthalten könnte, wenn solche nicht in den Meristemzellen vorhanden wären, da ja die Haubenzellen aus dem Kalyptrogen entstehen[1]). Nun enthalten alle Urmeristemzellen der Wurzel von *Vicia Faba* Leukoplasten, wenn sie auch gewöhnlich sehr spärlich, vielleicht nur in Einzahl vorhanden sind. Auch sind sie dort sehr klein, was offenbar mit ihrer Stärkearmut zusammenhängt. In den Meristemzellen kann es zu keiner merkbaren Stärkebildung kommen, weil alle zugeführte Nahrung zur Vermehrung des ganzen Zellinhalts der sich schnell teilenden Zellen Verwendung findet. Erst in den ruhenden oder sich langsam teilenden Zellen der Wurzelhaube, der Epidermis und des Periblems sowie der Streckungszone, wo die höhere Synthesenwirksamkeit langsam verläuft, kann es zur Auflagerung niederer Aufbauprodukte, wie der Stärke, kommen. Je stärker die Stärkebildung ist, um so zahlreicher und mächtiger werden die Leukoplasten. In den in Pepton gezüchteten Wurzeln ist die Anzahl der Leukoplasten aus obigen Gründen überall größer. Man könnte vielleicht sagen, obwohl es nicht viel mehr als eine Umschreibung ist, daß Überschuß an organischer Nahrung in den Zellen wie ein Reiz auf das Wachstum und die Vermehrung der Leukoplasten wirkt, bis zu einer gewissen Grenze, wo dieselben eine gewisse durch die Bedingungen gegebene maximale Anzahl erreicht haben. Eine vermehrte Nahrungszufuhr bewirkt dann nur beschleunigte Stärkeablagerung.

Was die Verbreitung der Leukoplasten in dem Pflanzenreich anbetrifft, so kommen sie bekanntlich bei allen höheren Pflanzen außer gewissen Schmarotzern vor. Was ihre Verbreitung in dem

---

Untersuchungen". Literatur über Plastiden bei Zimmermann, a. a. O., und Strasburger 1906, S. 94 ff.

1) Auch sei an die Angaben erinnert, die das Entstehen grüner Sprosse aus den Wurzeln von *Neottia nidus avis* (s. Pfeffer, Pflanzenphys., 2. Aufl., II, S. 166) und anderen Pflanzen betreffen (Beispiele auch bei Th. Waage, Über haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1891, Bd. 9, S. 132).

einzelnen Individuum angeht, so haben Schimper (1885) und Binz (1892) Leukoplasten in allen Vegetationskegeln nachgewiesen (vgl. auch Haberlandt 1888). Auch in den albicaten Teilen panachierter Blätter hat Zimmermann (1894, S. 94) Chromatophoren entdeckt (vgl. auch Baur 1909 und Correns 1909), außerdem kommen sie in gelben Samen (Bredow), Eizellen (Schimper, Schmitz) und Pollenkörnern (Strasburger 1884, S. 54, Schimper, Lidforss 1909, Tischler 1910) vor.

Ob ihnen auch eine allgemeine Verbreitung in dem Vegetationskegel der Wurzel zukommt, weiß ich nicht. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich. In dem Periblem der Wurzeln ist Stärke häufig nachgewiesen worden.

Über die stärkebildende Wirksamkeit der *Faba*-Leukoplasten kann bemerkt werden, daß die Stärke in ihnen meistens an verschiedenen Punkten abgelagert wird (siehe Fig. 10, Taf. VI; Fig. 15, 16, Taf. VII; Fig. 22, 23, Taf. VIII). Binz (1892) erwähnt, daß die zusammengesetzten Stärkekörner in der Weise entstehen, daß in ein und demselben Chromatophor mehrere Stärkekörner auftreten, oder auch so, daß nachträglich mehrere Chromatophoren zu Gruppen zusammentreten. Vielleicht sprechen für das letztere Verhalten bei *Vicia Faba* solche Figuren wie 10 (Taf. VI) und 13, 14, 20 (Taf. VII).

Schließlich sei mitgeteilt, daß die Zellen der Vegetationskegel der Wurzel keine durch die Schwerkraft erzeugten merkbaren Verlagerungen ihrer Leukoplasten oder Kerne aufweisen, auch wenn jene Stärke enthalten. Erst in einer Entfernung von mehreren Millimetern hinter der Spitze beobachtet man in sämtlichen Regionen eine Neigung zu unregelmäßiger Lagerung des Inhalts, indem sowohl der Kern wie die relativ großen Stärkekörner (+ Plastiden) der unteren Wand zustreben. Die Verlagerung ist jedoch keineswegs so deutlich wie in der Kolumella der Haube. Haberlandt (1908) hat neuerdings angegeben, daß die Stärkekörner in 1—2 cm langen Wurzeln häufig umlagerungsfähig sind.

Fibrilläre Strukturen in dem Protoplasma, die Němec und Haberlandt in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba* beobachtet haben, habe ich nur in wenigen Fällen gesehen. In lebendem Material habe ich nach ihnen nicht besonders gesucht. In meinen Präparaten habe ich aber nur sehr selten „Plasmafibrillen" gesehen, so daß ich mich nicht über sie aussprechen will. Haberlandts (1901) Vermutung, daß diese Fibrillen durch

eine Strömung in dem Protoplasma hervorgerufen werden, ruft mir eine Angabe von Chamberlain (1909) ins Gedächtnis. Beim Abschneiden des oberen Teils des weiblichen Gametophyten von *Dioon edule* konnte Chamberlain durch sanfte Pressung ein wenig Protoplasma der Eier durch die Archegonhälse herausquetschen. Es zeigte sich da, daß in diesem Plasma während des Herausströmens sehr zahlreiche fibrilläre Strukturen entstanden. Die Beobachtungen über Fibrillen in überlebenden Schnitten von Wurzeln sind daher nicht unanfechtbar. In fixierten Präparaten können solche auch artifiziell entstehen.

Neuerdings hat B. Lidforss (1908) über „kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren" berichtet. Die Lidforssschen Angaben beziehen sich auf Zellen von Blättern oder Zwiebeln verschiedener Pflanzen. In den Wurzeln von *Vicia Faba* habe ich mit meinen Untersuchungsmethoden keine solche Verbindungsfäden gesehen, weder in dem Urmeristem noch in den Zellen der Streckungszone.

Lidforss ist auch zu dem Ergebnis gekommen, daß die gebräuchlichen Fixierungsmittel „im großen und ganzen nicht besonders gute Resultate liefern, wenn es sich um die Konservierung von Plasmastrukturen in ausgewachsenen vegetativen Zellen mit dünnem Plasmaschlauch und großer Vakuole handelt", ein Resultat, das im Hinblick auf unsere allgemeinen Schlußfolgerungen über die Einwirkung der Fixierungsmittel auf embryonale Zellen zu beachten ist.

Im Hinblick auf die von uns argumentierte Verbreitung der Verlagerungen im Zelleib, von denen die Systrophe unsere Aufmerksamkeit besonders gefesselt hat, sind die Ergebnisse Beers (1909) von Interesse. Dieser hat nämlich nachgewiesen, daß die Elaioplasten der Monokotyledonen durch eine als Degenerationsphänomen zu deutende Aggregation von Leukoplasten entstehen.

Botanisches Institut der Universität Stockholm.

Zitierte Literatur.

Acqua, C., 1891, Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. Malpighia, Bd. 5, S. 3.

Albrecht, 1902, Artefacte zur Cytologie. Verh. d. anat. Gesellsch. 1902.

— 1903, Experimentelle Untersuchungen über die Kernmembran. Beitr. z. path. Anat., Festschr. f. Bollinger.

Arnold, J., 1907, Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriomiten und Netzfiguren. Anat. Anz., Bd. 31.

Balbiani, 1888, Recherches expérimentelles sur la mésotomie des Infusoirs ciliés. Rec. zool. Suisse, T. 5.

Bambeke, Ch. van, 1897, Recherches sur l'oocyte de *Pholcus phalangioides*. Arch. de Biol., Bd. 15.

Baur, E., 1909, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae Hort.“ von *Pelargonium zonale*. Ztschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 1.

Beer, R., 1905, On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. z. bot. Ztrlbl., Bd. 19.

— 1909, On Elaioplasts. Annals of Botany, Bd. 23.

Benda, C., 1901, Die Mitochondrienfärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verh. d. anat. Gesellsch. 1901.

— 1903, Die Mitochondria. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 12, S. 741.

Beneden, E. van, 1883, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Arch. de Biol., T. 4.

Berthold, G., 1886, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

Binz, A., 1892, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Stärkekörner. Flora.

Born, 1884, Biologische Untersuchungen I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24.

Boissevain, M., 1908, Über Kernverhältnisse von *Actinosphaerium Eichhorni* bei fortgesetzter Kultur. Arch. f. Prot.-Kunde, Bd. 13.

Boveri, Th., 1889, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. 5.

— 1892, Befruchtung. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 1.

— 1895, Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2.

— 1901, Die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. phys.-med. Gesellsch., Würzburg, Bd. 34.

— 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

— 1907, Zellen-Studien, Heft 6, Jena.

Bredow, H., 1891, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII.

Brücke, E., 1861, Die Elementarorganismen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 44, S. 387.

Buchner, P., 1909, Das akzessorische Chromosom in Spermato- und Oogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3.

Buscalioni, 1898, Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Ann. d. R. Ist. bot. di Roma, Bd. 7.

Child, C. M., 1907, Amitosis as a factor in normal and regulatory growth. Anat. Anz., Bd. 30.

Conklin, E. G., 1905, The organization and cell-lineage of the Ascidian eggs. Journ. of the Ac. Nat. Sc., Philadelphia, Bd. 13.

— 1905, Organ-forming substances in the eggs of Ascidians. Biol. Bull., Bd. 8.

— 1905, Mosaic developement in Ascidian eggs. Journ. of exp. zool., Bd. 2.

Correns, C., 1909 a, Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua.* Ztschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. I.

— 1909 b, Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschrift f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. II.

Crampton, H. E., 1896, Experimental studies on gasteropod development. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3.

Crato, E., 1892, Die Physode, ein Organ des Zellenleibes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., S. 293.

Darwin, Ch., 1882, The action of Carbonate of Ammonia on Chlorophyll bodies. Journ. Linn. Soc., Bd. 19.

Delage, Y., 1899, Etudes sur la Mérogonie. Arch. de Zool. expér., Bd. 7.

Derschau, M. von, 1908, Beiträge zur pflanzlichen Mitose, Centren, Blepharoplasten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI.

— 1907, Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 22.

Dingler, M., 1910, Über die Spermogenese des *Dicrocoelion lanceolatum* Stib. el Hass. Arch. f. Zellforsch., Bd. 4, H. 4.

Dobell, H. E., 1909, Chromidia and the binuclearity hypothesis: a review and a criticism. Am. Journ. Micr. Sc., Bd. 53.

Driesch, H., 1894, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig.

— 1897, Betrachtungen über Organisation des Eies und ihre Genese, Anhang III.

— 1898, Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7.

— u. Morgan, P. H., 1896, Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies, II. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2.

Duesberg, J., 1909, Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, H. 4.

— 1910, Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. Arch. f. Zellforsch., Bd. 4, H. 4.

— u. Hoven, H., 1910, Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales. Anat. Anz., Bd. 36, H. 2/4.

Engelmann, Th. W., 1881, Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen. Bot. Ztg., Bd. 39.

Euler, H., 1908, Växtkemi, dess grunder och resultat. Del III, Stockholm.

Fick, R., 1906, Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 16.

Fischel, A., 1899, Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwicklung. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. 11, S. 463.

Fischel, A., 1903, Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 15.

Fischer, A., 1899, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
Fitting, H., 1900, Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella* etc. Bot. Ztg., Bd. 58, S. 107.
Flemming, W., 1882, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
Freundlich, H., 1909, Kapillarchemie. Leipzig.
Gaidukow, N., 1906, Über die ultramikroskopischen Eigenschaften des Protoplasten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24.
Gerassimoff, 1892, Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. Bull. de la Soc. Imp. d. Nat. de Moscou, Nr. 1.
— 1899, Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. Bull. d. Natur. de Moscou, 1899.
— 1901, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. d. Nat. de Moscou.
— 1902, Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Ztschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 1, 1902.
— 1904, Zur Physiologie der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. d. Nat. de Moscou.
Giglio-Tos, E., e Granata, L., 1908, I mitochondrî nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus* (Burm.). Biologica, Torino, Bd. 2, Nr. 4.
Godlewski, E. jun., 1906, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20.
Goldschmidt, R., 1904/1905, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontogen., Bd. 21.
— 1909, Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris* nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforsch., Bd. 4, S. 81.
— u. Popoff, M., 1907, Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 8.
Golgi, C., 1898, Sur la structure des cellules nerveuses. Arch. ital. de Biol., Bd. 30.
Griggs, 1909, Amītosis in *Synchytrium*. Bot. Gaz., Febr. 1909.
Gruber, A., 1885, Über künstliche Teilung der Infusorien. Biol. Centralbl., Bd. 4 u. 5.
— 1886, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 1.
Guttenberg, H. von, 1908, Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV.
Haberlandt, G., 1887, Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns. Jena.
— 1888, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora, S. 291.
— 1901, Über fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 19.
— 1903, Zur Statolithenlehre des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII.
— 1908, Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV.
Heidenhain, M., 1900, Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus* usw. Anat. Anz., Bd. 18.
Herbst, C., 1906, 1907, Vererbungsstudien IV u. V. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22 u 24.
Hertwig, O., 1884/1885, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Ztschr. f. Naturw., 2. F. 11 (18), S. 276.
— 1906, Allgemeine Biologie. Jena.
— 1909, Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena.
Hertwig, R., 1898, Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Abh. Bayr. Akad. d. Wiss., Bd. 19.
— 1902, Die Protozoen und die Zellentheorie. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 1.

Hertwig, R., 1907, Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. 23, H. 1, S. 19.

— 1908, Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung, Bd. 1, S. 1.

Hofer, B., 1889, Experimentelle Untersuchungen auf den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., 1889.

Holmgren, E., 1901, Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle. Anat. Hefte, Bd. 11.

— 1907, Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern usw. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71.

Häcker, V., 1900, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz. 1900.

Ikeno, S., 1903, Die Sporenbildung von *Taphrina*-Arten Flora, Bd. 92.

Johannsen, W., 1909, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena.

Juel, O. H., 1897, Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. Jahrb. f. w. Bot., Bd. 30, S. 205.

Jörgensen, M., 1910, Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. f. Zellforsch., Bd. 4.

Klebs, G., 1887, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 2.

Kny, L., 1897, Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von Chromatophoren und Cytoplasma. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 16.

Korschelt, 1887, Über die Bedeutung des Kerns für die tierische Zelle. Naturwiss. Rundschau, S. 409.

— 1889, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrbücher, Anat. Abt., Bd. 4, S. 1.

Kraemer, H., 1902, The structure of the starch grain. Bot. Gaz., Bd. 34.

Küster, E., 1910, Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. Flora, Bd. 100, Heft 2.

Lagerheim, G. de, 1899, Über ein neues Vorkommen von Vibrioiden in der Pflanzenzelle. Öfversikt. af Kungl. Svenska Vet.-Ak.s Förhandl., 1899, Nr. 6.

Lauterborn, R., 1893, Über Bau und Kernteilung der Diatomeen. Verh. d. Naturh.-Med. Ver., Heidelberg, 2. Folge, Bd. 5.

Lidforss, B., 1908, Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. Lunds Univ. Arsskrift, N. F.. Bd. 4, 2.

— 1909, Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. Ztschr. f. Botanik, Bd. 1.

Loeb, J., 1899, Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 8.

— 1906, The dynamics of living matter. New-York.

Lundegård, H., 1908, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotyler Pflanzen. Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 3.

— 1910, Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia faba*. Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 4, H. 3, S. 174.

Löhr, Th., 1910, Die Panachüre. Sammelreferat, Bot. Ztg. 1910, Abt. II, Nr. 4 u. 5.

Massart, J., 1898, La cicatrisation chez lex végétaux. Mém. cour. de l'acad. royale Bruxelles, Tome 37, p. (1).

Metzner, R., 1896, Beiträge zur Granulalehre. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., 1896, S. 309.

Meves, Fr., 1900, Über den von v. la Valette-St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. mikr. Anat., Bd. 56.

Meves, Fr., 1902, Über oligopyrene und apyrene Spermien usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 61.
— 1904, Über das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft.
— 1907 a, Über Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31.
— 1907 b, Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
— 1908, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
— u. Duesberg, 1907, Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71.
Miehe, H., 1901, Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora, Bd. 88, S. 105.
Molisch, H., 1899, Über Zellkerne besonderer Art. Bot. Ztg., Bd. 57, S. 177.
Moroff, Th., 1909, Oogenetische Studien I. Arch. f. Zellforsch., Bd. 2.
Nathansohn, A., 1900, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35, S. 48.
— 1904, Kritische Bemerkungen zu van Wisselingh, Über abnorme Kernteilung. Bot. Ztg., II. Abt., S. 17.
Němec, B., 1901, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36.
— 1904, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39.
Nußbaum, 1884, Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien. Verhandl. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinl., Bonn.
— 1886, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26.
Nägeli, C. von, 1884, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig.
Oes, A., 1908, Über die Autolyse der Mitosen. Bot. Ztg., S. 89.
— 1910, Neue Mitteilungen über enzymatische Chromatolyse. Ztschr. f. Bot., 2. Jahrg.
Peter, K., 1906, Ein Beitrag zur Vererbungslehre. Deutsche med. Wochenschr., Nr. 31.
Pfeffer, W., 1896, Über die vorübergehende Aufhebung der Assimilationsfähigkeit in Chlorophyllkörpern. Ber. d. math.-physik. Klasse d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Leipzig, 1896.
— 1897, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I. Teil. Leipzig.
— 1899, Bericht in der sächs. Akad. d. Wissensch., 3. Juli 1899.
Pflüger, E., 1883, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryos, I u. II. Pflügers Archiv, Bd. 31, 32.
Popoff, M., 1906, Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondrien etc.) der Geschlechtszellen. Anat. Anzeiger, Bd. 29.
— 1907, Eibildung bei *Paludina* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Arch. mikr. Anat., Bd. 70, H. 1.
— 1908, Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch., Bd. I, S. 245.
Prowazek, S., 1900, *Synedra hyalina*, eine apochloristische Bacillarie. Österr. bot. Ztschr., Bd. 30.
Reichenow, E., 1908, Die Rückbildungserscheinungen am Anurendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.

Retzius, G., 1881, Zur Kenntnis vom Bau des Zellenkerns. Biolog. Untersuchungen, Jahrgang 1.
— 1909, Biologische Untersuchungen. N. F., Bd. 14, 21.
Rhumbler, L., 1900, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle, II. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 9.
Rosenberg, O., 1899, Physiologisch-cytologische Untersuchungen an *Drosera rotundifolia*. Inaugural-Dissertation. Uppsala.
— 1909, Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. Kungl. Svenska Vetensk.-Akad.s Handl., Bd. 43, Nr. 11.
Roux, W., 1884, Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Siehe Ges. Abh. II, 1895, Leipzig.
— 1905, Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. üb. Entw.-Mech., H. 1, Leipzig.
Salter, J. H., 1898, Zur näheren Kenntnis der Stärkekörner. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 116.
Schaxel, J., 1910, Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildung bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen. Arch. f. Zellforsch., Bd. 4.
Schiller, J., 1909, Über künstliche Erzeugung „primitiver" Kernteilungsformen bei *Cyclops*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27.
Schimper, A. F. W., 1883, Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg. 1883, S. 105.
— 1885, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, S. 1.
Schleicher, W., 1879, Über Knorpelzellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 16.
Schmitz, Fr., 1883, Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturh. Vereins, Heidelberg, Bd. 40, S. 140.
— 1884, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XV, S. 1.
Schniewind-Thies, 1897, Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena.
Senn, G., 1908, Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig.
Shibata, K., 1902, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII.
Sjövall, E., 1906, Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Anat. Hefte 30.
Smirnow, A. E. von, 1906, Über die Mitochondrien und den Golgischen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von *Hyacinthus orientalis*. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. 32.
Strasburger, E., 1884, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena.
— 1906, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei bot., Bd. 1, S. 1.
— 1907, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV.
— 1908, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, S. 531.
— 1908a, Einiges über Characeen und Amitose. Festschr. f. Wiesner, S. 24.
— 1909, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Hist. Beiträge, H. VII, Jena.
Swingle, 1898, Two new organs of the plant cell. Bot. Gaz., Bd. 25, S. 110.

Tischler, G., 1906, Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII.

— 1910, Untersuchungen über den Stärkegehalt des Pollens tropischer Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, H. 2.

Townsend, 1897, Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX.

Tröndle, A., 1907, Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. Bot. Ztg., Abt. I, S. 187.

Vejdovsky, F., 1907, Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Königl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss., Prag.

Verworn, M., 1889, Psycho-physiologische Protistenstudien usw. Jena.

— 1892, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Arch., Bd. 51.

— 1897, Allgemeine Physiologie. 2. Aufl., Jena.

Vries, H. de, 1889, Intracellulare Pangenesis. Jena.

Wasielewsky, W. von, 1902/1904, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII u. XXIX.

Wassilieff, A., 1907, Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.

Weismann, A., 1885, Die Continuität des Keimplasmas. Jena.

— 1892, Das Keimplasma. Jena.

Wilson, E. B., 1904, Experimental studies on germinal loealisation I, II. Journ. of experimental Zoology, Bd. 1.

Wisselingh, C., van, 1903, Über abnorme Kernteilung, Bot. Ztg., I. Abt., S. 201.

— 1909, Zur Physiologie der *Spirogyra*-Zelle. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 24, I.

Zacharias, E., 1887, Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Bot. Zeitung, 1887.

— 1901, Beiträge zur Kenntnis der Sexualzellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 19.

— 1909, Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei bot., Bd. 3, H. 1, S. 67.

Zimmermann, A., 1893, Sammelreferate aus dem Gesamtgebiet der Zellenlehre. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 3.

— 1894, Sammelreferate aus dem Gesamtgebiete der Zellenlehre. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 4.

— 1896, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena.

Erklärung der Tafel-Figuren.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf Zellen in der Wurzelspitze von *Vicia Faba*. Sie sind mit Hilfe der Abbeschen Zeichenkamera unter Benutzung von Leitz' hom. Imm. $^1/_{16}$ und Okular 5 oder Kompensations-Okular 6—18 gezeichnet.

Tafel VI.

Alle Figuren, ausgenommen Fig. 10, sind nach Hämatoxylinpräparaten gezeichnet. Diese sind, außer in Fig. 11, von Wurzeln angefertigt, deren Spitzen vor dem Abschneiden und Überführung in Flemming 10—30 Sek. lang in 1-proz. Chromsäure getaucht wurden.

Fig. 1. Eine ruhende Zelle aus den äußersten Periblemschichten in einiger Entfernung von der Spitze. Verlängerte und aneinander gereihte Leukoplasten. Recht starke Entfärbung. Blasser Nukleolus. Recht häufiger Typus unter den älteren Periblemzellen.

Fig. 2. Ruhende Zelle aus der äußersten Periblemschicht. Der Kern wahrscheinlich fragmentiert. Im Protoplasma schwarze Körner, die vielleicht Gerbstoffbläschen sind. Aus demselben Präparat wie Fig. 1.

Fig. 3. Ruhende Zelle im Urmeristem. Unten neben einigen deformierten Leukoplasten ein Zwergkern. Ausgehöhlte Karyosomen (Prochromosomen). Dasselbe Präparat.

Fig. 4. Zelle in der Vermehrungszone. Kern im Spiremstadium, mit sich auflösender Membran. Einige vakuolisierte Spiremschlingen und fädige Verbindungen zwischen den Leukoplasten und denselben.

Fig. 5. Ähnliche Zelle. Zahlreiche deformierte Leukoplasten. Unten ein Zwergkern von Leukoplasten umgeben. Dasselbe Präparat wie 1—3.

Fig. 6. Zelle in der Vermehrungszone. Spirem. Aufgelöste Membran, aber noch eine Begrenzung des Kernbezirks vorhanden. Eigentümliche innere Struktur der deformierten Leukoplasten. Fädige Ausziehung, Fadenverbindungen und vakuolige Auftreibung. Vergrößerung etwa 3500.

Fig. 7. Vermehrungszone. Frühe Metaphase. Andeutung einer polaren Anordnung der Leukoplasten. Fäden in der Grundmasse des Protoplasmas. Dasselbe Präparat wie 4.

Fig. 8. Vermehrungszone. Kern in Metaphase. Deutlich polare Anordnung der Leukoplasten. Dasselbe Präparat wie 5.

Fig. 9. Telophase mit längsgespaltenen Chromosomen und scheinbar längsgespaltenen Leukoplastenbildungen. Dasselbe Präparat wie 6.

Fig. 10. Zwei (nicht deformierte) Leukoplasten, in Safranin-Gentianaviolett gefärbt. Man sieht die Zentren für die Stärkebildung, und daß die Stärkekörner aus mehreren kleineren solchen zusammengesetzt sein können.

Fig. 11. Zelle aus einem Querschnitt durch eine in starkem Flemming fixierte Wurzel. Die gezeichnete Zelle war näher an der Peripherie des Querschnittes[1]) als an der Zellenmitte belegen. Das Präparat war ziemlich stark differenziert. Keine Kernsubstanz ist sichtbar, nur Leukoplasten sowie Fäden und Körner (Körnerreihen, „Fadenketten") in der Grundmasse des Protoplasmas. Man beachte besonders diese Analogien in dem Verhalten der Leukoplasten und der Bläschen der Grundmasse, was in dieser Figur und in den Textfiguren 3 und 4 vor Augen tritt. Vergr. etwa 3500.

Tafel VII.

Sämtliche Abbildungen auf dieser Tafel rühren von Safranin-Gentianaviolettpräparaten her. Die Leukoplasten sind blau gefärbt, ausgenommen Fig. 17 und 19, wo einige auch rot sind. Die Kernsubstanz ist überall rot. Die Grundmasse des Protoplasmas rötlich gefärbt oder bisweilen farblos (Fig. 17).

Fig. 12. Ruhende Zelle im Urmeristem. Nach einem Peptonpräparat. Nicht alle blauen Körper, die übrigens in der Abbildung etwas gröber ausgefallen sind als es natürlich ist, dürften Leukoplasten sein. Man vergleiche Fig. 24, Taf. VIII!

---

1) Auf dem Wurzelquerschnitt sieht man deutlich, daß die Zahl und Länge der Leukoplastenbildungen von der Peripherie bis zum Zentrum der Wurzel abnehmen.

Fig. 13. Eine Zelle in der äußersten Periblemschicht, in einiger Entfernung von der Spitze. Zusammengesetzte Stärkekörner. Peptonpräparat (dasselbe wie 12).

Fig. 14. Äußerste Periblemschicht zwischen Vermehrungs- und Streckungszone. Chromosomen in der Metaphase. Zahlreiche Leukoplasten + Stärkekörner, die die Kernfigur mantelförmig umgeben. Dasselbe Präparat wie 13.

Fig. 15. Zelle in der Kolumella der Wurzelhaube. Leukoplasten, Stärkekörner, durch die Schwerkraft an die untere Wand gelagert. Geringe Protoplasmamenge. CrO_3-Präparat.

Fig. 16. Ruhende Epidermiszelle. Peptonpräparat. Schöne Systrophe. Man vergleiche Fig. 22, Taf. VIII!

Fig. 17. Zelle in dem jungen Periblem. In der Mitte ein Zwergkern. Verklebte und freie Leukoplasten. CrO_3-Präparat (dasselbe wie 15).

Fig. 18. Periblemzelle. Stück eines Kerns in Telophase. Runde und deformierte Leukoplasten. CrO_3-Präparat.

Fig. 19. Zelle in der Vermehrungszone. In der Mitte ein Tangentialstück von einem Kern in Telophase. Blau oder rot gefärbte, stark deformierte Leukoplasten. Fadenstruktur des Protoplasmas. CrO_3-Präparat. Man vgl. Tafel VI.

Fig. 20. Periblemzelle, ziemlich weit von der Spitze. Normal aussehende Leukoplasten + Stärkeinhalt. Schwache Systrophe (Kernanlagerung). CrO_3-Präparat! Dasselbe wie 15, 17, 18, 19!

Fig. 21. a vgl. im Text; b ein Leukoplast aus einem CrO_3-Präparat. Vgl. Fig. 7, Tafel VI, 30, Tafel VIII.

Tafel VIII.

Fig. 22. Lebende Epidermiszelle. Aus einem Freihandschnitt, in Wasser. Ruhender Kern, dessen Inhalt einen gleichmäßig wabigen Eindruck macht. Runde Leukoplasten mit zahlreichen, langgestreckten Stärkekörnchen, die schwach lichtbrechend erscheinen und sich in zitternder Molekularbewegung befinden. Letzteres zeugt für die Leichtflüssigkeit des Leukoplastenstromas, was für die Beurteilung der Deformation wichtig ist. Die Einschlüsse des Kerns zeigen niemals Molekularbewegung, sie sind vielleicht aber immer flüssig. Das Protoplasma scheint in dieser Zelle wabig zu sein. Man vergleiche die fixierte und gefärbte Epidermiszelle in Fig. 16, Taf. VII sowie die folgende Fig. 26.

Fig. 23. Lebende Urmeristemzelle, mit hellem Kern (in Prophase?) und Leukoplasten, die etwas kleiner sind als in Fig. 22. Das Protoplasma ist hier emulsionsartig.

Fig. 24. Kalyptrogenzelle. Von den kleinen Körpern im Protoplasma dürften einige Leukoplasten sein. Sie zeigen Molekularbewegung. Einige Fadenbildungen sind in dem gleichmäßig tropfigen Protoplasma zu sehen. Man vergleiche die fixierte, gleichwertige Zelle in Fig. 12, Taf. VII.

Fig. 25. Urmeristemzelle, lebend in Jodjodkalium gelegt. Nur das durch Jod blau gefärbte ist in die Figur eingetragen. Vgl. Fig. 23, 24.

Fig. 26. Epidermiszelle in der Vermehrungszone, nahe der Spitze. Der frische Schnitt wurde auf dem Objektträger in Flemmingsche Lösung gebracht. Aneinanderreihung der Leukoplasten. Man vergleiche mit dieser Figur die Figuren 22, Taf. VIII, 16, Taf. VII sowie die Abbildungen auf Taf. VI und VII, welche spiremartige Plasmastrukturen aufweisen.

Fig. 27. Eine Zelle von einem „normalen" Flemming-fixierten Präparat. Hämatoxylinfärbung (wie in den folgenden Figuren). Die dunklen Körper sind Leukoplasten. Keine Systrophe oder Deformierung derselben.

Fig. 28. Aus einer Wurzel, die während 30 Sek. in unverdünnten Flemming getaucht, dann abgeschnitten wurde. Schwache Systrophe und Verklebung der Leukoplasten.

Fig. 29. Aus einer Wurzel, die während 10 Min. vor dem Abschneiden in 10-mal verdünntem Flemming verweilt hatte. Systrophe. Fädige Ausziehung der Leukoplasten.

Fig. 30. Aus derselben Wurzel. Die Verlagerung der Leukoplasten ist weiter vorgeschritten. Fädige Ausziehung und starke Verklebung.

Fig. 31. Aus einer Wurzel, die während 5 Min. in 100-mal verdünntem Flemming verweilte. Bedeutende Deformierungen, Verlagerungen und Aneinanderreihen der Leukoplasten. Scheinbare Längsspaltung der so entstandenen Fadenbildungen. Man vergleiche Fig. 26 sowie die Abbildungen auf Taf. VI und VII, welche ähnlich deformierte Leukoplasten aufweisen.





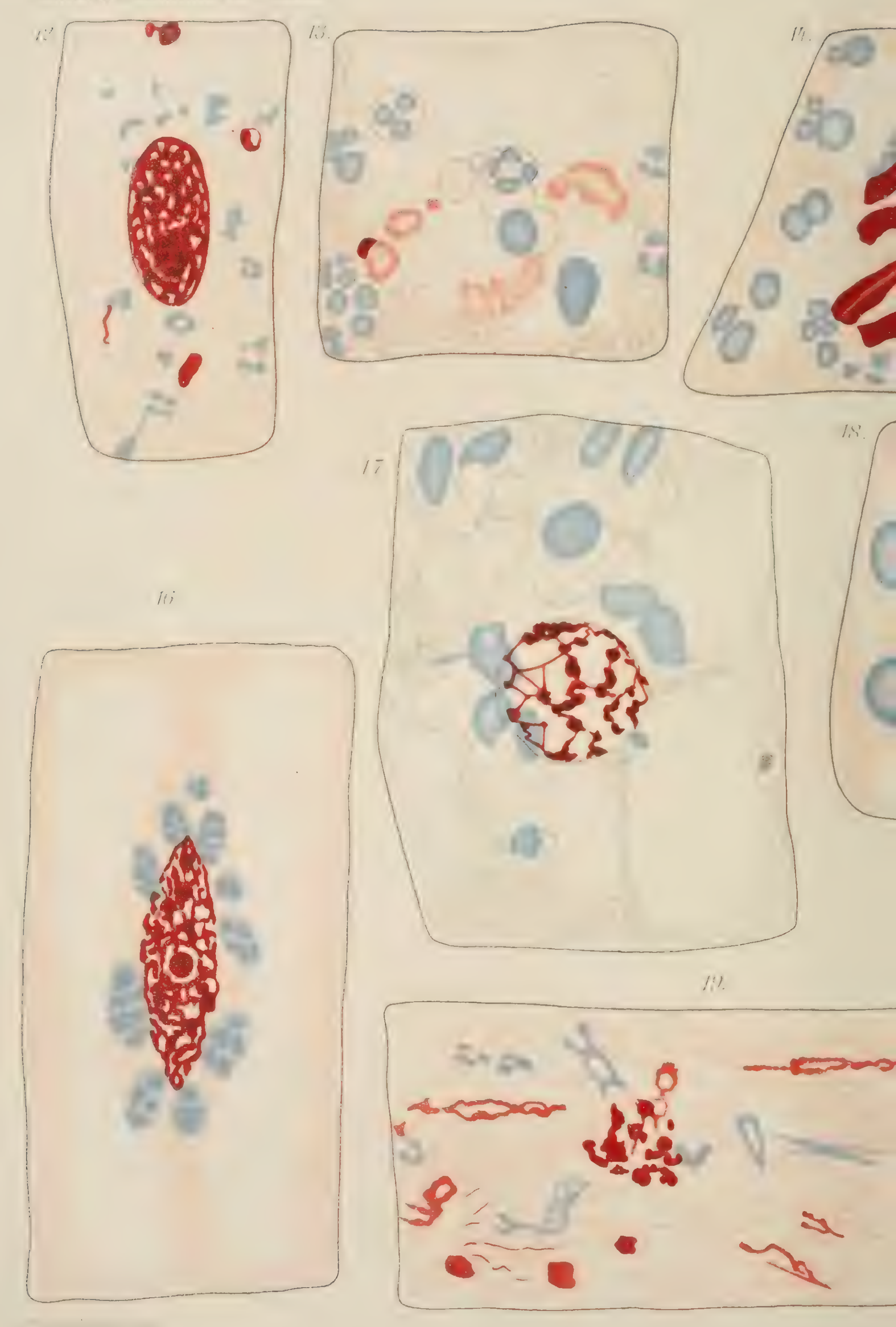
H. Lundegård del.

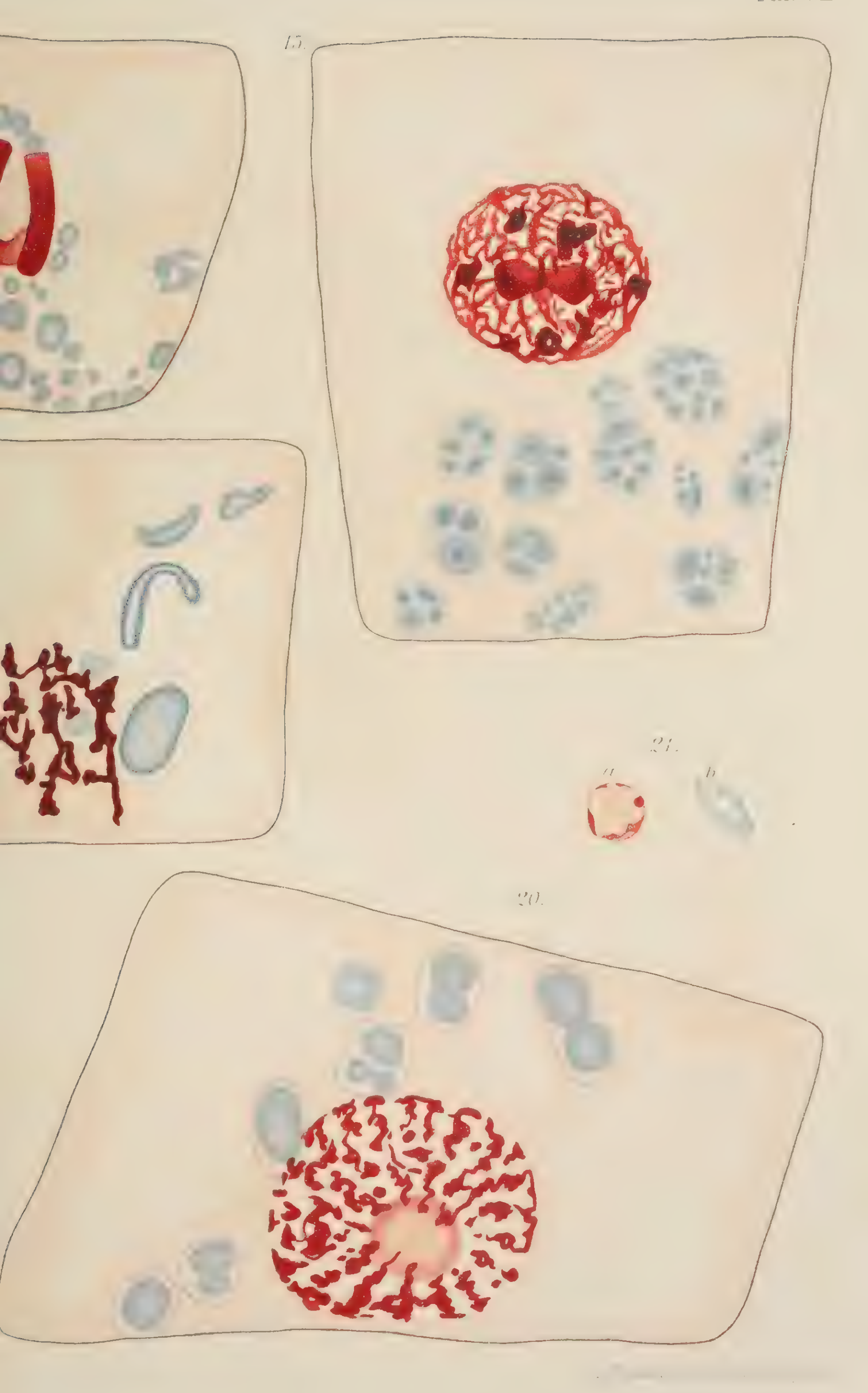


Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig

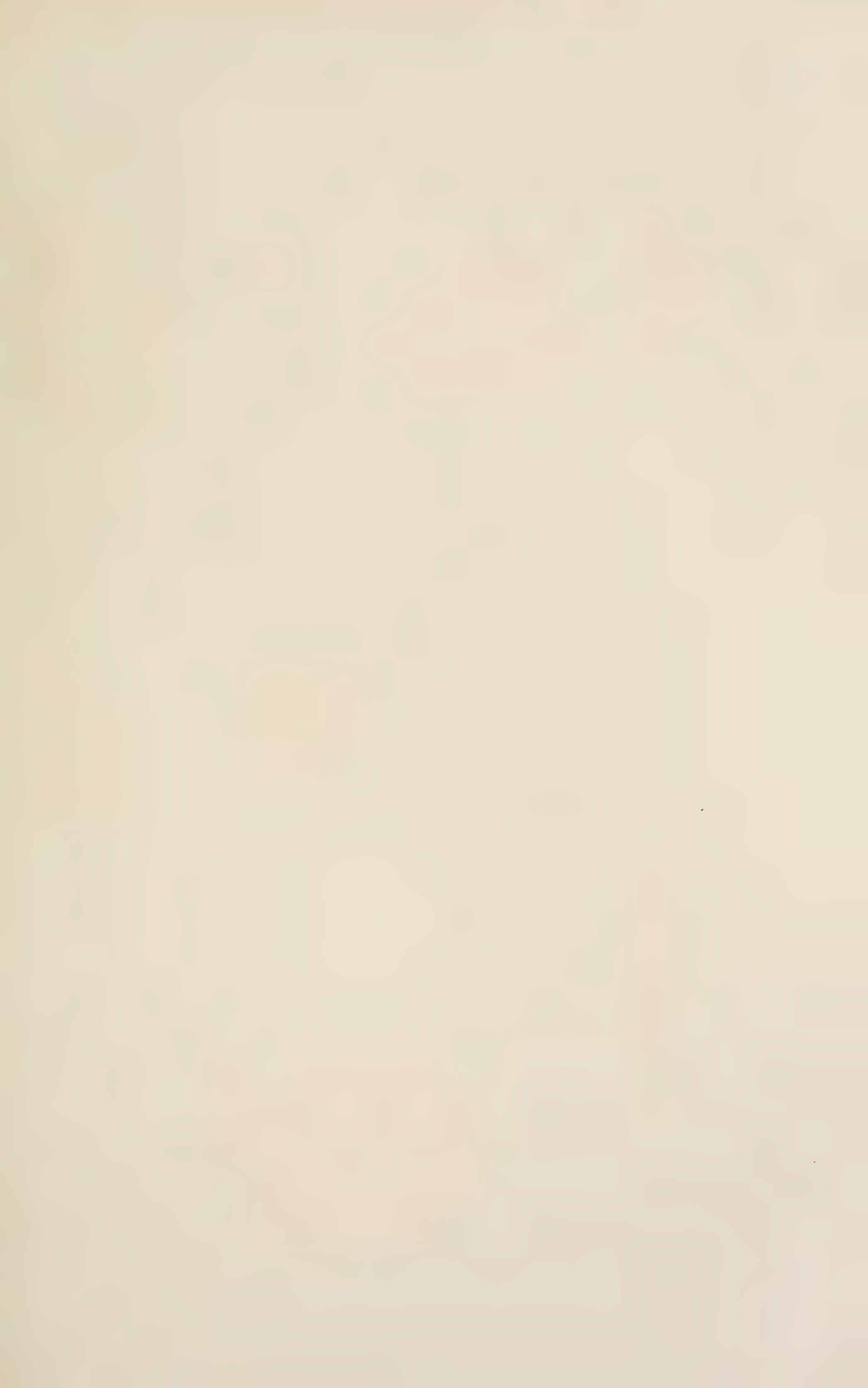





12.
13.
14.
16.
17.
18.
19.


15.
21.
a
b
20.







H Lundegård del


26.
30.
28.
31.



Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons.

Von

Rud. Schütze.

Mit 43 Textfiguren.

Einleitung.

Bekanntlich machen sich die Pflanzen die Reizwirkung der Schwerkraft bei der Orientierung ihrer Organe in besonderem Maße zunutze. Unter ihrem Einfluß suchen sie ihre Organe sogleich bei der Keimung in die ihnen zukommende Gleichgewichtslage zu bringen. So wird vor allen Dingen die Wurzel senkrecht in den Boden eingeführt. In dieser positiv geotropischen Krümmung wächst sie gerade weiter, sofern sie nicht durch andere Faktoren daran gehindert wird. Im allgemeinen dürfte wohl die Wurzel die geotropische Gleichgewichtslage durch ihre eigene Krümmung erreichen. In dieser Orientierungsbewegung wird sie jedoch in vielen Fällen, so wenn sie sich infolge geringen Wachstums nur in geringem Maße zu krümmen vermag, unterstützt durch die gleichgerichteten Krümmungen anderer Organe[1]), in denen zu diesem Zwecke entweder dauernd oder auch nur vorübergehend eine positiv geotropische Reaktionsfähigkeit ausgebildet ist.

In dieser Weise funktioniert bei jugendlichen Keimpflanzen von *Yucca*, *Allium* und *Phoenix*[2]) der Kotyledon, indem er die Wurzel und auch die Sproßachse senkrecht in den Boden einführt.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, 1904, S. 565.

2) Sachs, Die Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Zeitg. 1862, S. 241—249. — Gatin, La germination du Dattier. Annales des Sciences Nat. 1906, IX, Ser. 3, p. 244 u. 219 ff. — Sachs: Über die Keimung von *Allium Cepa*. Botan. Zeitg. 1863, S. 57—65. — Neubert, Die Nutationskrümmungen des Keimblattes bei *Allium*. Jahrb. f. w. Botanik 1902, Bd. 38, S. 119.

Bei jugendlichen Keimpflanzen mancher Dikotylen übernimmt das hypokotyle Glied die gleiche Aufgabe. Der in ihm zu diesem Zweck ausgebildete positive Geotropismus wird aber im Laufe des Entwicklungsganges vom negativen Geotropismus bald abgelöst.

Über diese Verhältnisse wurden eingehendere Untersuchungen bisher nur von Copeland[1]) angestellt. Nach seiner Ansicht erfolgt wohl im Hypokotyl und Kotyledon die positiv geotropische Reaktion, nicht aber die Perzeption des maßgebenden Reizes. Diese findet nach ihm allein im Vegetationspunkte der Wurzel statt, so daß in den betreffenden Organen eine positiv geotropische Krümmung nur in Abhängigkeit von der Wurzelspitze eintreten könnte. Damit fordert Copeland das Bestehen einer Reiztransmission von der Wurzelspitze zur Reaktionszone des Hypokotyls oder des Kotyledons[2]). Seine Versuche jedoch erscheinen nicht zureichend, um eine solche Annahme sicher zu beweisen. Es soll daher im folgenden diese Frage einer eingehenden Untersuchung unterworfen werden.

Für die anzustellenden Versuche ergeben sich die folgenden Gesichtspunkte. Es ist festzustellen, ob die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls oder Kotyledons von der Existenz der Wurzelspitze abhängig ist, oder ob diese Organe sich auch selbständig positiv geotropisch zu krümmen vermögen. Dann ist zu untersuchen, ob überhaupt von der Wurzelspitze zum Hypokotyl oder Kotyledon eine Reiztransmission besteht. Ferner ist zu beobachten, in welchem Stadium der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus im Hypokotyl stattfindet. Schließlich ist der Verlauf des Wachstums bei Hypokotyl und Kotyledon zu verfolgen, beim Hypokotyl besonders mit Rücksicht auf die Reizumstimmung. Dabei ist immer zu beobachten, welcher Zusammenhang besteht zwischen dem Ort der Krümmung und der Verteilung der Wachstumstätigkeit.

Versuchsmethodik.

Ein beliebtes Objekt für physiologische Versuche bilden die Keimlinge von *Lupinus albus*, da sie sich durch große Gleichmäßigkeit in bezug auf Größe und Wachstum auszeichnen. Es

1) Copeland, Positive Geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanical Gazette 1901, Bd. 31, 410 ff.

2) Pfeffer, Physiologie II, S. 607.

wurde daher das geotropische Verhalten des hypokotylen Gliedes in erster Linie an Keimlingen von *Lupinus albus* untersucht, außerdem aber auch an Keimlingen folgender Pflanzen: *Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus vulgaris*, *Helianthus annuus*, *Cucurbita Pepo*, *Ricinus communis*, *Vicia Faba*, *Convolvulus tricolor*, *Impatiens Balsamine*, *Raphanus sativus*, *Linum usitatissimum* und *Pinus Pinea*.

Versuche über das geotropische Verhalten des Kotyledons stellte ich mit Keimlingen von *Phoenix dactylifera* und *Yucca angustifolia* an.

Brauchbare Keimlinge verschaffte ich mir, indem ich möglichst gleichgroße Samen der betreffenden Pflanzen in Wasser einen oder mehrere Tage anquellen ließ, je nachdem die Keimung früher oder später erfolgte. Zum Teil gelangten die Keimlinge auf sehr frühem Stadium zur Untersuchung. Dann schälte ich bei den angequollenen Samen die Keimlinge aus der Schale heraus, noch ehe die Schale von der Wurzel durchbrochen worden war. Bei den großen Samen von *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* hat dann das Hypokotyl bereits eine Länge von etwa 5 mm.

Wenn die Keimlinge erst auf einem älteren Stadium untersucht werden sollten, so steckte ich von der Schale befreite Keimlinge mit der Wurzel genau senkrecht in lockere Sägespäne und ließ sie da bis zur gewünschten Größe heranwachsen.

Die kleinen Samen von *Convolvulus tricolor*, *Raphanus sativus* und *Impatiens Balsamine* ließ ich auf feuchtem Fließpapier anquellen, bis die Samenschale gesprengt wurde und das Würzelchen erschien. Dann wurden diese Samen ebenfalls mit der Wurzel genau senkrecht in lockere Sägespäne gesteckt. In den Sägespänen wuchsen die Keimlinge meist ohne Krümmung weiter. Zur Untersuchung gelangten natürlich nur Objekte, bei denen das Hypokotyl vollständig gerade war.

Samen von *Phoenix dactylifera* brauchen geraume Zeit zum Keimen. Die Kerne wurden von dem Fruchtfleische gesäubert und dann durch mehrfaches Waschen gereinigt. Im Wasser ließ ich sie mehrere Tage liegen, ehe ich sie in Sägespäne steckte. Dabei wurde darauf geachtet, daß der Embryo, der sich auf der der Furche entgegengesetzten Seite befindet, nach unten zu liegen kam. Im Wärmezimmer, bei 23 ° C erfolgte die Keimung meist schon nach 14 Tagen und zwar mit großer Regelmäßigkeit. Die Keimung unterblieb nur in einem Falle. Es ergab sich, daß in

dem betreffenden Samen ein Embryo überhaupt nicht ausgebildet war. Es wurde versucht, die Keimung zu beschleunigen, indem durch Anschneiden des harten Endosperms die Wasseraufnahme begünstigt wurde. Teilweise wurde sogar das Endosperm zu beiden Seiten des Embryos abgeschnitten, so daß nur eine schmale Mittelzone übrig blieb, die den Embryo umfaßte. Es hatte dies aber keinen merklichen Erfolg, da sich das Endosperm offenbar nur langsam und zwar hauptsächlich in unmittelbarer Nähe des Sauggorganes erweicht. Der Ort, wo der Embryo liegt, ist durch eine Narbe gekennzeichnet, die von einem runden Deckelchen gebildet wird. Dieses schützt den Embryo vor Verletzungen und wird bei der Keimung abgestoßen. Der Keimling erscheint dann als kleines weißes Knöpfchen, an dem die Wurzel als eine flache Kalotte von gelblicher Farbe zu erkennen ist[1]).

Bei Samen von *Yucca angustifolia* wirkte es auf die Keimung sehr günstig, wenn man die Samen einige Sekunden in heißem Wasser abbrühte. Trotzdem aber erfolgte die Keimung ziemlich unregelmäßig und zwar erst nach etwa drei Wochen. Man muß daher immer eine große Anzahl von Samen stecken, um eine genügende Zahl von Keimlingen zur Verfügung zu haben.

Bei Samen von *Pinus Pinea* wurde die harte Samenschale angefeilt, damit das Wasser leichter eindringen konnte. Die Samen wurden in Töpfe mit Sägespänen gesteckt und bei 23° C im Wärmezimmer aufgestellt. Die Keimung erfolgte nach etwa drei Wochen.

Um das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledon zu untersuchen, wurde den Keimlingen eine horizontale Lage gegeben. Dabei war darauf zu achten, daß immer eine andere Flanke nach unten sah, damit nicht etwa eine bestimmte Flankenstellung bevorzugt würde. Außerdem war Rücksicht zu nehmen auf die sogenannte Sachssche Krümmung[2]). Diese wird verursacht durch die Entfaltung des Epikotyles und des Sprosses. Sie kommt also nur in Betracht bei Keimlingen, die ein Epikotyl ausbilden. Eine Beeinflussung der geotropischen Krümmung durch die Sachssche Krümmung läßt sich leicht vermeiden, indem man die Keimlinge so orientiert, daß die Kotyledonen mit ihrer Fläche horizontal zu liegen kommen.

---

1) Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Botan. Zeitg. 1862, S. 241 ff. — Gatin, La germination du Dattier. Annales des Sciences Naturelles 1906, IX, Ser. 3, S. 309 ff.

2) Sachs, Über das Wachstam der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1874. S. 790 ff.

Bei Dekapitationsversuchen, die Aufschluß darüber geben, ob die positiv geotropische Krümmung nur in Anwesenheit der Wurzelspitze erfolgt, wurde entweder nur diese oder die ganze Wurzel durch einen scharfen Schnitt mit dem Rasiermesser, genau senkrecht zur Achse, entfernt.

Ob die Krümmung des Hypokotyls und des Kotyledons wirklich einer Reizwirkung der Schwerkraft zuzuschreiben ist oder ob sie autonomer Natur ist, ließ sich entscheiden, indem man die Keimlinge der langsamen Drehung an der horizontalen Achse des Klinostaten[1]) aussetzte; dabei wurden die Keimlinge so befestigt, daß das Hypokotyl und der Kotyledon parallel zur Achse des Klinostaten gerichtet waren. In gleicher Weise wurde untersucht, ob durch die Dekapitation etwa eine traumatische Reaktion ausgelöst wird.

Eine solche wurde anderseits hervorgerufen, um zu untersuchen, ob und wie weit sie von der Wurzel auf das Hypokotyl oder den Kotyledon übergreift. Der Erfolg wird über die Frage entscheiden, ob die Annahme einer Reiztransmission von der Wurzel her berechtigt ist. Traumatropische Versuche sind in diesem Falle deswegen sehr vorteilhaft, weil es hierbei möglich ist, den die Reaktion auslösenden Reiz an einer ganz bestimmten engbegrenzten Stelle wirken zu lassen und außerdem, weil sie nur geringe technische Schwierigkeiten bieten.

Der Verlauf des Wachstums von Hypokotyl und Kotyledon wurde verfolgt, indem diese Organe in der bekannten Weise durch Tuschemarken in gleichgroße Zonen eingeteilt wurden. In gewissen Zeiträumen wurde dann mit Hilfe eines Zirkels der Zuwachs der einzelnen Zonen gemessen.

Während der Versuche befanden sich die Keimlinge meist im dampfgesättigten Raum. Man stellt ihn am einfachsten her, indem man eine Glasglocke mit Fließpapier auslegt und sie über einen Teller mit Wasser stürzt, nachdem man das Fließpapier gut angefeuchtet hat. Die Versuchsobjekte wurden mit Stecknadeln in der gewünschten Lage auf einer paraffinierten Korkplatte festgesteckt, die auf einem Pulvergläschen festgemacht war.

Auf diese Weise konnten unter einer Glasglocke bequem 10 bis 20 Keimlinge untergebracht werden. Keimlinge von *Phoenix dactylifera* ließen sich auf die angegebene Art nicht befestigen.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II, S. 566 (569 Beschreibung des Klinostaten).

In diesem Falle verfuhr ich so, daß ich in die Korkplatte Löcher bohrte, in die die Dattelkerne hineinpaßten. Um die Versuchsobjekte möglichst gleichmäßig feucht zu halten, wurden sie mit feuchtem Fließpapier umwickelt, das öfter naß gemacht wurde. In solcher Weise behandelt, reagierten die Keimlinge vollständig normal; sie führten sehr schöne Reaktionen aus und zeigten während der Versuchsdauer von meist 24 Stunden ein lebhaftes Wachstum. Manche Keimpflanzen führten in der feuchten Kammer nur mäßige Krümmungen aus. In lockeren Sägespänen jedoch reagierten sie in durchaus normaler Weise, weshalb bei Versuchen mit solchen Keimlingen die bekannten Blechkästen mit schiefen Glaswänden verwendet wurden.

Da bei den Versuchen der Einfluß des Lichtes vermieden werden sollte, wurden über die Glasglocken und Blechkästen die gebräuchlichen Dunkelzylinder aus schwarzer Pappe gestülpt. Ebenso wurde der Rezipient des Klinostaten mit schwarzem Papier verdunkelt.

Spezieller Teil.

Positiv geotropische Reaktionen.

Zunächst handelte es sich darum, die Befunde Copelands nachzuprüfen, um auf solche Weise zugleich einen genauen Einblick in den Verlauf der positiv geotropischen Reaktion bei normalen Keimlingen zu gewinnen. Die ersten Versuche wurden mit *Lupinus albus* gemacht. Es wurde eine Anzahl von *Lupinus*-Samen in Wasser gelegt und nachdem sie 24 Stunden gequollen waren, wurden aus 10 Samen von gleicher Größe die Keimlinge herausgeschält. Die Wurzel hatte bei diesen Keimlingen die Samenschale noch nicht durchbrochen und war ebenso wie das Hypokotyl noch vollständig gerade. Die Keimlinge wurden, nachdem die Kotyledonen mit feuchtem Fließpapier umwickelt waren, in der angegebenen Weise horizontal befestigt. Die Wurzel hebt sich an dem Keimling durch ihre gelbliche Farbe vom Hypokotyl ab. Die Grenze zwischen beiden wurde jedoch zur besseren Sichtbarkeit durch einen Tuschestrich markiert. Zu Beginn des Versuches wurden Wurzel und Hypokotyl in Millimetern gemessen. Nach 24 Stunden wurde wieder die Größe von Wurzel und Hypokotyl gemessen. Vor allen Dingen wurde aber beobachtet, wo sich die Krümmung mit dem kleinsten Krümmungsradius befand. Dem-

gemäß ist in der letzten Reihe der folgenden Tabelle angegeben, wie groß der Abstand dieses Punktes in Millimetern von der Grenze von Wurzel und Hypokotyl ist. In der ersten Reihe ist die Nummer des Versuchsobjektes angegeben.

Tabelle I. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden			
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Ort der stärksten Krümmung, oberhalb der Wurzelgrenze mm	
1	5	2,5	8,5	4,5	4,5	Krümmung befand sich bei sämtlich. Keimlingen im Hypokotyl
2	5	2,5	9,5	4,8	6,0	
3	5	2,5	8,5	5,0	5,0	
4	5	2,5	8,0	5,0	5,5	
5	6	2,5	10,0	4,5	5,5	
6	5	2,5	8,0	4,8	5,0	
7	5	2,5	10,0	4,5	6,0	
8	5	2,5	8,5	5,0	5,0	
9	5	2,5	9,5	5,0	5,0	
10	5	2,5	7,5	3,5	3,8	
Mittel:	5	2,5	8,9	4,6	5,2	

Aus diesem Versuche geht also hervor, daß, wie auch Copeland fand, eine positiv geotropische Krümmung im Hypokotyl, und zwar über der Mitte, erfolgt ist. Diese Tatsache hebt Copeland besonders hervor. Wenn dieser Versuch auch nur wenig lehrt, so stimmt doch das Resultat mit dem Copelands überein, das heißt, das Hypokotyl vermag sich positiv geotropisch zu krümmen. Die Keimlinge, die Copeland in seinem Versuche verwandte, waren im Durchschnitt etwas größer.

Der folgende Versuch ist insofern lehrreicher, als dabei nicht beobachtet wurde, wieviel Millimeter über der Wurzelgrenze sich der Ort der stärksten Krümmung am Schluß des Versuches befindet, sondern in welcher Zone. Zu diesem Zwecke wurde das Hypokotyl zu Beginn des Versuches durch Tuschemarken in Millimeterzonen eingeteilt. In der folgenden Tabelle sind einmal die Größenverhältnisse vor und nach dem Versuche angegeben, ferner ist mitgeteilt, in welcher der ursprünglichen Millimeterzonen sich der Ort der stärksten Krümmung am Schluß des Versuches befand, und wieviel Millimeter der Abstand dieser Zone von der Grenze von Wurzel und Hypokotyl betrug.

Tabelle II. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden			
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Krümmungszone	Ort der stärksten Krümmung über der Grenze von Wurzel u. Hypok. mm
1	5,5	2,5	11,7	6,2	3	7,0
2	5,0	2,0	11,4	5,5	2—3	6,0
3	5,0	2,5	11,1	5,5	2—3	5,5
4	5,0	2,5	13,4	6,0	3	7,5
5	4,3	2,2	8,9	4,3	2	4,5
6	5,0	2,0	9,4	4,6	2—3	5,0
7	4,5	2,0	10,2	3,5	3	5,5
8	5,0	2,5	10,5	5,0	3	6,5
9	4,0	1,8	7,4	3,2	2—3	4,8
10	5,0	2,0	9,2	3,2	2—3	4,5
Mittel:	4,8	2,2	10,3	4,3	2,3	5,7

Der Versuch lehrt Folgendes. Die positiv geotropische Krümmung befindet sich nach 24 Stunden meist unterhalb oder in der ursprünglichen Mittelzone. Absolut gerechnet, fällt der Ort der stärksten Krümmung in die Mitte des Hypokotyls, wie auch schon aus dem vorigen Versuch hervorging. Dies ist nur so zu erklären, daß die basalen Zonen in stärkerem Maße wachsen als die apikalen. Dies bestätigt auch Tabelle III. Sie gibt die Größen der Millimeterzonen zu den Hypokotylen des obigen Versuches nach 24 Stunden an. Man erkennt daraus ganz deutlich, daß in den basalen Zonen der Zuwachs größer ist. Die einzelnen Zonen sind mit römischen Ziffern bezeichnet und zwar in der Reihenfolge von der Basis zur Spitze des Hypokotyls.

Tabelle III. *Lupinus albus.*

Nr.	Zone I	II	III	IV	V	VI
1	3,0	2,6	2,0	2,2	2,2	0,9
2	3,1	2,8	2,2	1,8	1,6	—
3	3,0	2,1	2,1	2,1	1,8	—
4	4,1	3,0	2,5	2,0	1,8	—
5	2,5	2,0	2,0	1,8	0,6	—
6	2,5	2,2	1,6	1,6	1,4	—
7	2,8	2,5	2,1	1,7	1,1	—
8	2,8	2,4	2,2	1,6	1,5	—
9	2,0	2,0	1,8	1,8	—	—
10	2,1	2,2	1,8	2,0	1,0	—
Mittel:	2,7	2,4	2,0	1,8	1,5	—

Es ist hiernach verständlich, daß die positiv geotropische Krümmung zunächst in den basalen Zonen erfolgt, wie Copeland bereits erwähnt. Denn bekanntlich erfolgen Reizkrümmungen hauptsächlich in den Zonen stärksten Wachstums.

Im folgenden Versuche wurde der Verlauf der positiv geotropischen Krümmung im Hypokotyl verfolgt. Es sind daher in der Tabelle IV nicht nur die Beobachtungsresultate am Schlusse des Versuches angegeben, sondern auch die nach 7 und 10 Stunden gemachten Beobachtungen.

Tabelle IV. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 7 Stunden	Nach 10 Stunden		Nach 24 Stunden		
	Länge des Hypokot. mm	Länge der Wurzel mm	Ort der Krümmung	Krümmungszone im Hypokotyl	Krümmungswinkel Grad	Länge des Hypokot. mm	Länge der Wurzel mm	Krümm.-Zone im Hypokotyl
1	5	2,5	—	1—2	50	8.5	4,5	3
2	5	2,5	Wurzelspitze	1—2	60	9,5	4,8	2—3
3	5	2,5	"	2	70	8,5	5,0	2—3
4	5	2,5	"	2	80	8,0	5,0	2—3
5	6	2,5	—	1	40	10,0	4,5	2—3
6	5	2,0	—	1	10	8,0	4,8	2
7	5	2,0	Wurzelspitze	2	60	10,0	4,5	2—3
8	5	2,0	"	2	50	8,5	5,0	2—3
9	5	2,0	"	1	50	9,5	5,0	2—3
10	4	2,0	—	—	—	7,5	3,5	2—3

Das Hypokotyl wurde auch bei diesem Versuche in Millimeterzonen eingeteilt. Der Versuch lehrt, daß die positiv geotropische Reaktion in der Wurzelspitze einsetzt und von da aus allmählich auf das Hypokotyl übergreift. Ungefähr nach sieben Stunden macht sich in der Wurzelspitze die geotropische Reaktion bemerkbar. Es kommt jedoch wegen der relativen Kleinheit der Wurzelspitze nicht zu einer wirklichen Krümmung. Der geotropische Reiz bewirkt vielmehr eine Gestaltsänderung durch Verlängerung der Ober-

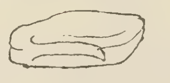


Fig. 1. Junger Keiml. von *Lupinus albus* mit beginn. positiv geotropisch. Krümmg.



Fig. 2. Derselbe Keimling später; Krümmung im Hypokotyl.

seite der Wurzelspitze[1]). Im Laufe der nächsten drei Stunden geht die Reaktion auch auf die basalen Zonen des Hypokotyls über und führt zu einer Krümmung des Hypokotyls. Dadurch wird die Wurzel aus der Horizontalen um 50—60° abgelenkt. Diese Krümmung verstärkt sich im Laufe der nächsten Stunden, bis schließlich die Wurzel die Vertikallage erreicht. Gleichzeitig wird in der Wurzel die anfängliche Gestaltsänderung durch einseitiges Wachstum wieder ausgeglichen, so daß gegen Ende des Versuches die Wurzel vollständig gerade ist. Der Ort der stärksten Krümmung befindet sich am Schluß des Versuches ungefähr in der Mitte des Hypokotyls.

Copeland stellte auch Versuche mit älteren Keimlingen an. Das Hypokotyl hatte bei ihnen zu Beginn des Versuches eine Länge von 10 mm, die Wurzel war nur ca. 2 mm lang. — Es muß hier bemerkt werden, daß bei den von mir verwendeten Keimlingen die Wurzeln länger als 2 mm waren, wenn das Hypokotyl die Länge von 10 mm erreicht hatte. — Mit solchen Keimlingen erzielte Copeland nur wenig übereinstimmende Resultate: die Krümmung erfolgte teils in der Wurzel, teils im Hypokotyl, teils an der Grenze beider. Aus diesem Grunde hat er Keimlinge in diesem Stadium nicht weiter untersucht. Er stellte nunmehr Dekapitationsversuche an. Sie hatten jedoch ein negatives Resultat, das heißt, die dekapitierten Keimlinge führten bei Horizontallage innerhalb 24 Stunden keine positiv geotropische Krümmung aus. Die Hypokotyle wuchsen in horizontaler Lage gerade weiter. Erst nach 48 Stunden schien eine schwache Krümmung einzutreten. Copeland gibt bei diesem Versuche nicht an, in welchem Stadium sich die verwendeten Keimlinge befanden. Man weiß daher nicht, ob sich diese Angaben auf ganz junge Keimlinge oder ältere bezieht.

Meinerseits wurden nun ebenfalls Dekapitationsversuche angestellt. Dabei wurde der Schnitt genau senkrecht zur Achse geführt. Es wurden zunächst Keimlinge untersucht, deren Hypokotyle ca. 5—6 mm lang waren. Es zeigte sich, daß bei Horizontallage nach 24 Stunden noch keine positiv geotropische Krümmung eingetreten war. Die Hypokotyle waren gerade weiter gewachsen. Es ist dabei aber zu beachten, daß durch die Dekapitation, die in diesem Falle die ganze Wurzel betraf, ein Wundschock hervor-

---

1) Czapek, Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. w. Bot. Bd. 35, 1900, S. 361 ff.

gerufen wird. Durch ihn wird die Perzeptionsfähigkeit, ebenso die Reaktionsfähigkeit des verletzten Organes auf bestimmte Zeit gehemmt[1]). Wenn auch bei unserem Versuche durch die Abtrennung der Wurzel das Hypokotyl nicht selbst verletzt wurde, so erscheint es doch nicht ausgeschlossen, daß durch den Wundschock auch sein Reaktionsvermögen beeinflußt wird, da die Abtrennung direkt an der Grenze von Wurzel und Hypokotyl erfolgte und nach Townsend[2]) der Wundreiz auf mehrere Millimeter geleitet wird. Das Ausbleiben einer geotropischen Reaktion innerhalb 24 Stunden ist daher kein untrüglicher Beweis dafür, daß die Perzeption des für die positiv geotropische Reaktion des Hypokotyls maßgebenden Reizes allein in der Wurzelspitze erfolgt.

Es wurde bereits erwähnt, daß bei den Versuchen Copelands ältere Keimlinge von *Lupinus albus* insofern ein verschiedenes Verhalten zeigten, als die positiv geotropische Krümmung nicht immer an der gleichen Stelle erfolgte. Möglicherweise zeigten solche Keimlinge auch ein abweichendes Verhalten bei Abtrennung der Wurzel oder Wurzelspitze.

Es wurden Keimlinge horizontal befestigt, deren Hypokotyle etwas länger als 10 mm waren. Die Wurzel war ca. 10 mm lang. Es wurde die Wurzel entweder nur zur Hälfte oder ganz entfernt. Nach 24 Stunden war fast durchweg eine positive geotropische Krümmung des Hypokotyls eingetreten. Sie blieb allerdings hinter der zurück, wie sie nicht dekapitierte Keimlinge ausführen, bei denen der Grad der Krümmung verstärkt wird durch die Krümmung der Wurzel. Immerhin geht aus diesem Versuche, der verschiedentlich wiederholt wurde, hervor, daß auch das Hypokotyl befähigt ist, in gewissem Grade selbständig eine positiv geotropische Krümmung auszuführen.

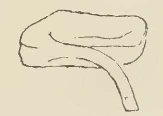


Fig. 3. Älterer dekapitiert. Keimling von *Lupinus albus* mit positiv geotropischer Krümmung im Hypokotyl.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 604 u. 606. — Kaiser, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Abtrennungen und Verwundungen auf die geotropische Reaktion von Pflanzen. Vgl. auch Fitting, Ergebnisse der Physiologie 4, 1905, S. 729 u. 732 ff. — Nemec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei Pflanzen. Jahrb. f. w. Bot. 1901, Bd. 36, S. 97. — Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. w. Bot. 1898, Bd. 32, S. 202. — Czapek, Über den Vorgang in der Reizperzeption in der Wurzelspitze. Berichte der Bot. Gesellschaft 1901, Bd. 19, S. 118.

2) The Correlation of growth under the influenze of injuries. Townsend, Annals of Botany 11, 1897, S. 509 ff. — Fitting a. a. O., S. 732 ff.

Im Anschluß hieran wurde das geotropische Verhalten des Hypokotyls auch bei anderen dikotylen Keimpflanzen untersucht. Bei *Helianthus annuus*, ebenso wie bei Keimlingen anderer Pflanzen führt das Hypokotyl unter normalen Verhältnissen bekanntlich eine starke Nutation aus. Für unsere Versuche ist es wichtig zu wissen, ob die Krümmung autonomer oder aitionomer Natur ist. Nach Pfeffer[1]) führt das hypokotyle Glied von *Helianthus* eine Nutation auch am Klinostaten aus. Danach würde die Krümmung also als autonome anzusehen sein. Nach anderen Angaben jedoch ist auf diese Krümmung die Schwerkraft nicht ohne Einfluß. So gibt Vöchting[2]) an, daß der Grad der Krümmung unter normalen Verhältnissen bedingt wird, erstens durch eine innere Ursache, zweitens durch die Schwerkraft, welche in gleichem Sinne mit jener wirkt und daher die stärkere Krümmung verursacht. Dieser Anschauung schließt sich auch Neubert[3]) an. Durch einige weitere Versuche soll nun zunächst untersucht werden, ob die Schwerkraft die Nutationskrümmung von *Helianthus* wirklich zu beeinflussen vermag.

Zu diesem Zwecke wurden aus Samen von *Helianthus annuus*, die 48 Stunden im Wasser gelegen hatten, die Keimlinge herausgeschält. Davon wurden je acht mit der Wurzel genau senkrecht nach unten in zwei Töpfe mit feingesiebter Gartenerde gepflanzt, und zwar so, daß sich die Kotyledonen noch über der Erde befanden, damit sich das Hypokotyl ungehindert krümmen konnte. Der eine Topf (I) wurde in gewöhnlicher Weise aufgestellt, der andere (II) so, daß sich die Keimlinge in horizontaler Lage befanden. Hierbei wurde darauf geachtet, daß bei einem Teil der Keimlinge die Fläche der Kotyledonen horizontal, bei einem anderen Teile vertikal gerichtet war. Um Komplikationen durch den Einfluß des Lichtes zu vermeiden, wurden die Töpfe unter einen Dunkelzylinder gestellt. Die Länge des Hypokotyls und der Wurzel betrug zusammen ungefähr 2—3 mm. Nach Verlauf von 24 Stunden wurde zum ersten Male kontrolliert. Da zeigte sich denn, daß bei Topf I (vertikal) die Keimlinge noch gerade waren. Bei Topf II (horizontal) hatten die Hypokotyle eine schwache Krümmung nach

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 391.

2) Vöchting, Bewegung der Blüten und Früchte, 1882, S. 188, daselbst auch ältere Literatur S. 186.

3) Neubert, Nutationskrümmung bei *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1902, S. 143.

unten ausgeführt, offenbar unter dem Einfluß der Schwerkraft. Nach weiteren 24 Stunden hatte sich die Krümmung bei II verstärkt, während bei I die Keimlinge immer noch gerade waren. Nach insgesamt 72 Stunden hatte die Krümmung bei II — im positiv geotropischen Sinne — einen rechten Winkel erreicht, während bei I nur eine schwache seitliche Krümmung eingetreten war. Das Hypokotyl hatte inzwischen eine Länge von etwa 6 bis 7 mm erreicht. Am 4. Tage endlich begannen sich bei II die Hypokotyle an der Basis aufzukrümmen, wobei die Kotyledonen ihre Krümmung nach unten beibehielten. Die Keimlinge von Topf I hatten die begonnene Seitwärtskrümmung nur wenig verstärkt.

Aus dem Versuche geht also hervor, daß Keimlinge von *Helianthus* in horizontaler Lage eine viel stärkere Krümmung ausführen als in Vertikallage. Diese Erscheinung findet ihre einfache Erklärung in der Annahme Vöchtings, daß die einseitige Wirkung der Schwerkraft für den Grad der Krümmung bestimmend sei. Damit nehmen wir aber an, daß das Hypokotyl positiv geotropisch ist. Dann muß es sich aber im vorliegenden Falle, wo die Keimlinge in normaler Lage an der Wurzel fixiert waren, in inverser Stellung befinden. In solcher Stellung erhält sich aber ein Organ nicht. Eine geringe Abweichung von der Vertikalen, die unter normalen Verhältnissen stets durch die autonomen Bewegungen herbeigeführt wird, genügt, um eine positiv geotropische Reizung und damit die Rückführung in die stabile Ruhelage zu veranlassen [1]). Es muß also schließlich eine Nutation erfolgen, so wie man sie an normal wachsenden Keimlingen beobachtet.

Daß das Hypokotyl von *Helianthus* tatsächlich positiv geotropisch ist, lehrt der folgende Versuch. Es wurden Keimlinge, deren Hypokotyle etwa 5—6 mm lang waren, an den Kotyledonen fixiert, und zwar in genau vertikaler Stellung mit der Wurzel nach unten. Die Keimlinge befanden sich in der feuchten Kammer. Wenn nun die Schwerkraft auf die Nutation des Hypokotyls von *Helianthus* keinen Einfluß hätte, das Hypokotyl also ageotropisch wäre, müßte die Krümmung so, wie sie am Klinostaten eintritt, auch in dieser Stellung ungehindert ausgeführt werden. Tatsächlich waren aber die Keimlinge nach 48 Stunden noch vollständig gerade [2]). Dies erklärt sich offenbar so, daß jede geringe Abweichung

---

1) Pfeffer, Physiologie II, S. 633. — Noll, Heterogene Induktion, S. 22.

2) Im Einklang damit stehen die folgenden Angaben: Rimmer fand bei *Helianthus*, daß Samenkeimlinge aus Samen, die so in den Boden gesteckt worden waren, daß

von der Vertikalen, die durch autonome Krümmung verursacht würde, sofort wieder ausgeglichen wird durch eine entsprechende positiv geotropische Krümmung[1]). In Wirklichkeit läßt also der positive Geotropismus im vorliegenden Falle eine autonome Krümmung überhaupt nicht zustande kommen.

Durch Versuche am Klinostaten wurde konstatiert, daß bei der Nutationskrümmung von *Helianthus* auch eine innere Ursache im Spiele ist. Keimlinge von *Helianthus*, die an horizontaler Achse gedreht wurden, führten eine Krümmung aus. Sie erreichte allerdings nicht den gleichen Grad, wie bei normal wachsenden Keimlingen, sondern blieb meist hinter einem rechten Winkel zurück. Der Rezipient des Klinostaten wurde bei dem Versuche verdunkelt.

Bei den am Klinostaten gedrehten Keimlingen erfolgte die Krümmung nie in einer bestimmten Richtung, etwa so, daß die Kotyledonen dem Stengel mit ihrer Breitseite genähert wurden. Ganz entsprechend erfolgte bei horizontal gelegten Keimlingen die Krümmung stets in gleichem Maße, ob man nun die Kotyledonen mit ihrer Breitseite vertikal oder horizontal orientierte. Es wird also bei der Nutation des Hypokotyls von *Helianthus annuus* keine bestimmte Richtung bevorzugt.

Die hier besprochenen Versuche von *Helianthus annuus* führen zu folgendem Ergebnis: Die Nutationskrümmung von *Helianthus annuus* ist eine kombinierte Erscheinung. Sie wird eingeleitet durch eine rein autonome Krümmung. Diese wird dann durch die Einwirkung des positiven Geotropismus verstärkt. Der positive Geotropismus ist also für die Nutationskrümmung von *Helianthus annuus* von besonderer Wichtigkeit, indem er ihre Richtung und ihren Grad bestimmt.

Es wurden nun Versuche darüber angestellt, ob das Hypokotyl von *Helianthus annuus* auch ohne Anwesenheit der Wurzelspitze sich positiv geotropisch zu krümmen vermag. Keimlinge von *Helianthus annuus*, deren Hypokotyle eine Länge von ca. 1,5—2,5 mm

---

das Ende, aus welchem die Wurzel austritt, abwärts gerichtet ist, nicht so stark gekrümmte Keimlinge lieferten, also solche, welche horizontal gelegt wurden. Er fand auch einzelne Keimlinge, welche bei dieser Stellung überhaupt nicht gekrümmt waren. Rimmer, Über die Nutation und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften, I. Abt., Bd. LXXXIX, 1884, S. 400. — Die gleiche Beobachtung machte Wiesner bei Keimlingen von *Linum*. Wiesner, Die undulierende Nutation, S. 40.

1) Noll, Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV, S. 490.

und in deren Wurzeln eine Länge von 0,7—1,5 mm besaßen, wurden in der angegebenen Weise in der feuchten Kammer horizontal befestigt. Die wie immer mehrfach wiederholten Versuche stimmten in ihren Resultaten gut überein. In der folgenden Tabelle V sind die nach 12 und 24 Stunden gemachten Beobachtungen eines Versuches verzeichnet. In der letzten Rubrik ist angegeben, wieviel Millimeter über der Grenze von Wurzel und Hypokotyl, das heißt in diesem Falle über der Schnittfläche, sich der Ort der stärksten Krümmung befindet.

Tabelle V. *Helianthus annuus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 12 Stunden	Nach 24 Stunden		
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Grad der Krümmung	Länge des Hypokotyls mm	Grad der Krümmung	Ort d. stärksten Krümmung über der Basis mm
1	4,5	3,0	—	6,0	20 °	4,0
2	4,0	2,5	—	6,0	30 °	4,0
3	3,5	2,5	45 °	6,5	80 °	3,5
4	5,0	4,0	30 °	7,5	60 °	4,5
5	3,0	2,5	—	6,0	30 °	3,5
6	3,5	1,0	20 °	8,0	80 °	4,5
7	2,5	1,5	30 °	6,5	90 °	3,5
8	3,0	1,5	—	5,5	70 °	3,0
9	3,0	2,0	10 °	6,5	70 °	3,5

Es ergibt sich, daß das Hypokotyl nach Abtrennung der Wurzel bei Horizontallage ebenfalls eine Krümmung ausführt. Die Krümmung macht sich schon nach 12 Stunden bemerkbar, wie man sieht. Die Krümmung hat zwar nicht bei allen Objekten den gleichen Grad erreicht. Jedoch erfolgte sie analog wie bei nicht dekapitierten Keimlingen, wenn auch, offenbar infolge des erlittenen Wundschockes, eine Verzögerung eintrat. Infolgedessen betrug bei den dekapitierten Keimlingen nach 24 Stunden die Krümmung nicht ganz 90 °. Dieser Winkel wird von nicht dekapitierten Keimlingen innerhalb 24 Stunden stets erreicht.

Ein etwas besseres Resultat lieferten etwas ältere Keimlinge, deren Hypokotyl eine Länge von ca. 6—9 mm und deren Wurzel eine Länge von ca. 10—20 mm besaßen. Auch hier wurde die ganze Wurzel abgeschnitten und schon nach 17 Stunden hatten einige Keimlinge eine positiv geotropische Krümmung von 90 ° ausgeführt.

Eines der Objekte begann sich an der Basis bereits negativ geotropisch zu krümmen.

Es sei hier noch über einige Versuche mit anderen dikotylen Keimpflanzen berichtet. Keimlinge von *Impatiens Balsamine* ähneln in ihrem Verhalten sehr denen von *Helianthus*. Auch bei ihnen führt das Hypokotyl unter normalen Verhältnissen eine ähnliche Nutation wie das von *Helianthus* aus. Sie unterblieb jedoch bei einem großen Teil der Keimlinge, wenn sie genau senkrecht in die Sägespäne gesteckt worden waren. Die Krümmung ist auch hier in gewissem Grade von der Schwerkraft abhängig. Die bei dem der Tabelle VI zugrunde liegenden Versuche verwendeten Keimlinge waren noch alle sehr jung. Die Hypokotyle waren zu Beginn des Versuches sämtlich vollständig gerade, so daß die Krümmung, die bei Horizontallage eintrat, wohl der einseitigen Wirkung der Schwerkraft zugeschrieben werden darf. In der Tabelle VI sind die Größenverhältnisse zu Beginn des Versuches angegeben, außerdem wie viel dekapitiert wurde und schließlich der Grad der erreichten Krümmung.



Fig. 4. Dekapit. Keiml. v. *Helianthus annuus* nach 16 u. 24 Std. Krümm. im Hypok.

Fig. 5. Unverletzt. Keiml. v. *Helianth. annuus* mit positiver geotropisch. Krümmg.

Tabelle VI. *Impatiens Balsamine.*

Nr.	Zu Beginn der Versuches		Nach 18 Stunden	
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Größe des dekapit. Stückes mm	Krümmungsgrad
1	3,0	2,0	2,0	90°
2	3,0	2,0	2,5	80°
3	2,5	1,5	2,0	keine Krümmung
4	3,0	2,5	3,0	90°
5	2,0	2,0	2,0	50°
6	2,0	1,0	1,0	sehr schwache Krümmung
7	2,5	2,0	2,0	90°
8	2,0	1,0	1,0	sehr schwache Krümmung
9	3,0	1,5	1,5	80°
10	3,5	2,0	2,0	90°

Man sieht, daß alle Keimlinge, mit einer Ausnahme, eine positiv geotropische Krümmung ausgeführt haben. Die Krümmung befand sich am Schluß des Versuches ungefähr in der Mitte des Hypokotyls. Die Krümmung erfolgte nicht bei allen Objekten in gleichem Maße. Einzelne erreichten denselben Krümmungswinkel wie nicht dekapitierte Keimlinge.

Keimpflanzen von *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus multiflorus* unterscheiden sich insofern voneinander, als bei *Phaseolus multiflorus* die Kotyledonen in der Erde stecken beiben, während sie bei *Phaseolus vulgaris* durch das Hypokotyl über die Erde emporgehoben werden. Das Steckenbleiben der Kotyledonen bei *Phaseolus multiflorus* hat seinen Grund zum Teil darin, daß das Hypokotyl nur ein beschränktes Wachstum besitzt. Es erreicht eine Länge von ca. 20 mm, außerdem bleibt es positiv geotropisch. Es wird sich also auch aus diesem Grunde nicht über den Boden erheben, ähnlich wie der Kotyledon von *Phönix dactylifera*. Das Hypokotyl von *Phaseolus vulgaris* wächst längere Zeit weiter und wird im Laufe der Entwicklung negativ geotropisch. Beide Faktoren bewirken offenbar das Emporkommen des Hypokotyls über dem Boden. In der Jugend führt also auch das Hypokotyl von *Phaseolus* eine positiv geotropische Krümmung aus.

Wenn man Samen von *Phaseolus multiflorus* oder *Phaseolus vulgaris* in der üblichen Weise mit der Mikropyle nach unten in den Boden steckt, so befinden sich Hypokotyl und Kotyledon in horizontaler Lage. Bei der Keimung beobachtet man, daß das Hypokotyl durch positiv geotropische Krümmung die Wurzel senkrecht in den Boden führt. Eine solche Krümmung kann man naturgemäß vermeiden, wenn man die Samen so steckt, daß sich die Mikropyle nicht unten, sondern auf der Seite befindet und zwar oberhalb des Hilums. Dann befinden sich Wurzel und Hypokotyl in normaler senkrechter Lage, müssen also ohne Krümmung senkrecht in den Boden wachsen. Dies tritt in der Tat ein.

Das Hypokotyl vermag sich auch nach Dekapitation der Wurzelspitze positiv geotropisch zu krümmen, wie die folgenden Versuche lehren.

Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* wurden, nachdem die Wurzel abgeschnitten war, in Sägespänen horizontal gelegt. Die Länge von Hypokotyl und Wurzel betrug 8—10, bezüglich 3—4 mm (Fig. 6, 7, 8, 9). Nach 24 Stunden hatten sämtliche Keimlinge

eine positiv geotropische Krümmung ausgeführt und zwar in gleichem Maße, wie nicht dekapitierte Keimlinge.

Auch Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* wurden in Sägespäne horizontal gelegt und nicht in der feuchten Kammer, weil sie da

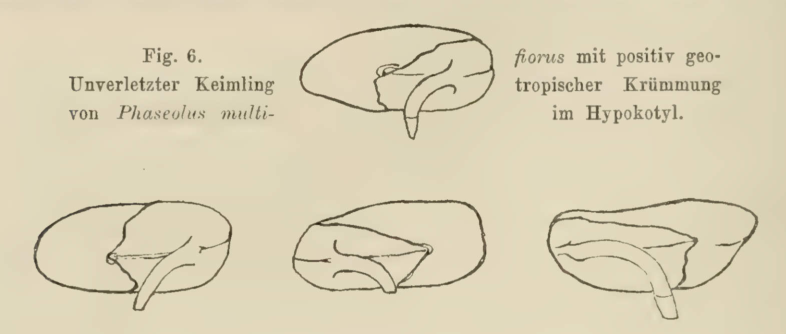


Fig. 6. Unverletzter Keimling von *Phaseolus multiflorus* mit positiv geotropischer Krümmung im Hypokotyl.

Fig. 7—9. Dekapitierte Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* mit positiv geotropischer Krümmung im Hypokotyl.

weniger gut reagierten (Fig. 10, 11, 12, 13). Dekapitierte Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* erreichten in Sägespänen eine positive geotropische Krümmung von meist 90 °. Die beobachteten Keimlinge besaßen ein Hypokotyl von ca. 4—6 mm Länge und eine Wurzel von ca. 2 mm Länge.

Die gleichen Versuche wurden angestellt mit Keimlingen von *Vicia Faba*, die ebenso wie Keimlinge von *Phaseolus multiflorus*

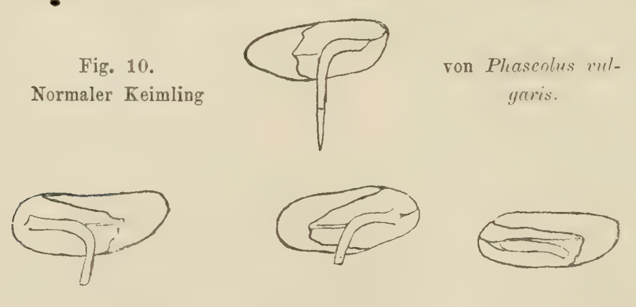


Fig. 10. Normaler Keimling von *Phaseolus vulgaris*.

Fig. 11—13. Dekapitierte Keimlinge von *Phaseolus vulgaris;* Positiv geotropische Krümmung im Hypokotyl.

ein nur kurzes Hypokotyl besitzen, außerdem mit Keimlingen von *Cucurbita Pepo*, *Convolvulus Tricolor*, *Raphanus sativus*, *Linum usitatissinum*, *Acer Pseudoplatanus*, *Ricinus communis.* Soweit ich konstatieren konnte, erfolgte auch bei Keimlingen der eben-

genannten Pflanzen eine positiv geotropische Reaktion im Hypokotyl, trotzdem die Wurzel abgeschnitten wurde (Fig. 14 u. 15). Dies Verhalten scheint demnach den dikotylen Keimpflanzen gemeinsam zu sein. Es läßt sich hiernach die Behauptung Copelands, daß die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls nur in Abhängigkeit vom Vegetationspunkte der Wurzel erfolgen könne, nicht aufrecht erhalten.

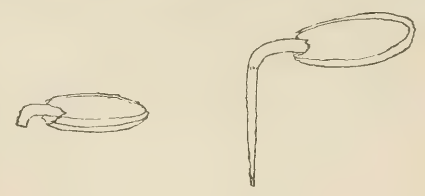


Fig. 14 u. 15.
Dekapitierter und nicht dekapitierter Keimling von *Cucurbita* mit positiv geotrop. Krümmung im Hypokotyl.

Pinus Pinea schließt sich in bezug auf das geotropische Verhalten seines Hypokotyls eng an die Dikotylen an. Auch bei *Pinus Pinea* wird bei horizontal liegenden Keimlingen die Wurzel durch eine Abwärtskrümmung des Hypokotyls in den Boden geführt. Ebenso zeigen oft ältere Keimlinge, wenn sie über den Boden emporkommen, eine seitliche Krümmung. Die Abwärtskrümmung des Hypokotyls bei Horizontallage (Fig. 15) tritt auch dann ein, wenn man die Wurzel teilweise oder ganz abtrennt. Zum Vergleich sei die folgende Tabelle angeführt.

Tabelle VII. *Pinus Pinea*. Temp. 23°.

Nr.	Zu Beginn des Versuches			Nach 18 Stunden
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Länge des abgeschn. Stückes mm	Krümmungswinkel Grad
1	9	13	5	60
2	9	7	5	80
3	11	12	6	50
4	15	16	10	60
5	12	15	10	40
6	11	13	6	10
7	11	8	5	30
8	10	15	6	keine Krümmung

Copeland gibt an, daß bei monokotylen Keimpflanzen, speziell bei denen von *Phoenix* und *Yucca* ebenfalls der Vegetationspunkt der Wurzel das maßgebende Organ für die Krümmungsbewegung des Kotyledons sei. *Phoenix* und *Yucca* unterscheiden

sich insofern voneinander, als bei *Yucca* der Kotyledon zunächst positiv geotropisch ist und nach einer gewissen Entwicklung negativ geotropisch wird, während der Kotyledon von *Phoenix* bis zum Ende seines Wachstums positiv geotropisch bleibt und daher nie über die Erde emporkommt.

Der Kotyledon von *Yucca* bildet in ähnlicher Weise wie bei *Allium*[1]) ein scharfes Knie mit einer Protuberanz. Es kommt offenbar zustande, indem der basale Teil des Kotyledons negativ geotropisch wird, während der apikale, übrigens noch wachsende Teil, positiv geotropisch gekrümmt bleibt. Da diese Erscheinung bereits auf einem ziemlich frühen Entwicklungsstadium eintritt, so wurden bei unseren Versuchen nur ganz junge Keimlinge verwendet, um Komplikationen, die aus dem gleichzeitigen Eintreten dieser Kniebildung sich ergeben würden, zu vermeiden. Keimlinge von *Yucca angustifolia* wurden, nachdem die Wurzel teilweise oder ganz dekapitiert war, in der feuchten Kammer horizontal befestigt (Fig. 16 u. 17). Auch hier wurde dafür gesorgt, daß immer eine andere Flanke nach unten zu liegen kam. Wie aus der folgenden Tabelle VIII hervorgeht, war nach 24 Stunden fast in allen Fällen eine positiv geotropische Krümmung des Kotyledons erfolgt, wenn sie auch nicht überall den gleichen Krümmungswinkel erreicht hatte. Jedoch erfolgte sie in gleicher Weise wie bei nicht dekapitierten Kontrollexemplaren.



Fig. 16. Keimling von *Yucca angustifolia*. Wurzel entfernt.

Fig. 17. Älterer Keimling v. *Yucca angustifolia* mit ausgebildetem Knie.

Tabelle VIII. *Yucca angustifolia.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches			Nach 24 Stunden
	Länge des Kotyledons mm	Länge der Wurzel mm	Länge des dekapit. Stückes mm	Krümmung
1	7	35	20	negative Krümmung in der Basis
2	5	22	5	positive Krümm. in der Mitte des Kotyledon
3	2	7	3	sehr schwache pos. Krümm. im Kotyledon

1) Neubert, Untersuchungen über die Krümmungen des Keimblattes bei *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVIII, S. 123—130.

Fortsetzung der Tabelle VIII.

Nr.	Zu Beginn des Versuches			Nach 24 Stunden
	Länge des Kotyledons mm	Länge der Wurzel mm	Länge des dekapit. Stückes mm	Krümmung
4	2	5	2	—
5	5	23	10	positiv im Kotyledon, 80°
6	2	5	2	" " " 20°
7	2,5	10	5	" " " 75°
8	1,5	5	2	—
9	1,5	5	2	positiv im Kotyledon, 30°
10	2	15	5	" " " 30°
11	3	20	5	" " " 90°
12	2	7	3	" " " 70°

Ehe Versuche mit *Phoenix dactylifera* angestellt wurden, wurde untersucht, ob die äußerlich wahrnehmbare Grenze von Wurzel und Kotyledon auch der wirklichen Grenze entspricht. An Längsschnitten konstatierte ich, daß dies tatsächlich der Fall ist[1]) (Fig. 18). Macht man einen Querschnitt an dieser Stelle, so trennt man dadurch nur die Wurzel ab, während der Sproß, der sich in den Kotyledon vorwölbt, mit ihm in Zusammenhang bleibt. Führt man den Schnitt etwas höher, so wird auch der Sproß abgetrennt, und man kann ihn aus der Höhlung des Kotyledons herausheben.

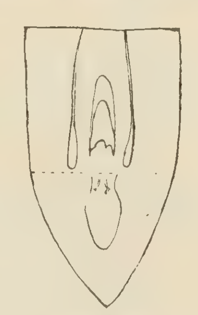


Fig. 18.
Längsschnitt durch Wurzel u. älteren Teil des Kotyledons von *Phoenix dactylifera*. Punkt. Linie trennt Wurzel u. Kotyledon.

Der Verlauf der positiv geotropischen Krümmung im Kotyledon von *Phoenix dactylifera* wurde zunächst an nicht dekapitierten Keimlingen beobachtet. Bei dem Versuche, der der folgenden Tabelle IX zugrunde liegt, war die Wurzel nur sehr kurz. Es ist daher die Gesamtlänge von Wurzel und Kotyledon angegeben. Bei dem Versuche wurde der Kotyledon, von der Basis an gerechnet, in Millimeterzonen eingeteilt. Es ist weiter angegeben, die Zone des stärksten Zuwachses nach 24 Stunden, ferner der Grad der Krümmung und die betreffende Millimeterzone, in der sich am Schluß des Versuchs die stärkste Krümmung befand.

1) Abbildungen bei Sachs, Bot. Zeitg. 1862.

Tabelle IX. *Phoenix dactylifera.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches	Nach 24 Stunden		
	Länge von Wurzel und Kotyl. mm	Zone des stärksten Zuwachses	Krümmungszone	Grad der Krümmung
1	13	5	5	90°
2	7	3	3—4	80°
3	7	2—3	2—3	80°
4	8	2—3	2—3	90°
5	8	3—4	3—4	70°
6	7	3—4	3—4	80°

Es ist also durchweg eine Krümmung im Kotyledon erfolgt. Die Krümmungszone fällt mit der Zone des stärksten Wachstums zusammen. Die Krümmung scheint sofort in der betreffenden Zone einzutreten (Fig. 19).

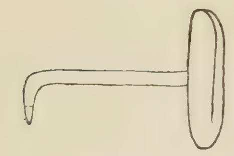


Fig. 19. Normaler Keimling von *Phoenix dactilifera* mit positiv geotropischer Krümm. im Kotyledon.

Nun wurden Keimlinge horizontal gelegt, bei denen die Wurzel an der Grenze abgeschnitten worden war. Sie krümmten sich ebenso positiv geotropisch, als wenn die Wurzel noch vorhanden wäre. Der Sproß blieb bei diesem Versuche erhalten. Auch hier war der Kotyledon in Millimeterzonen eingeteilt.

Tabelle X. *Phoenix dactylifera.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden		
	Länge des Kotyledon mm	Länge der abgeschnitt. Wurzel mm	Zone des stärksten Zuwachses	Krümmungszone	Krümmungswinkel
1	30	1	6	6	90°
2	19	1,5	3	3—4	80°
3	27	1,5	4—5	4—5	80°
4	20	1,5	4	4	70°
5	35	2,0	6	6	70°
6	40	1,5	6—7	6	80°

Ebenso führte der Kotyledon eine positiv geotropische Krümmung aus, wenn nicht nur die Wurzel, sondern auch der Sproß durch den Schnitt entfernt worden war. Allerdings erfolgte die

Krümmung nicht in dem gleichen Maße. Das hat seinen Grund wohl darin, daß der Schnitt näher der Reaktionszone erfolgte. Der Wundschock vermochte dadurch stärker auf sie zu wirken. Doch bestätigt auch dieser Versuch, daß sich der Kotyledon von *Phoenix dactylifera* ohne Anwesenheit der Wurzel in durchaus gesetzmäßiger Weise positiv geotropisch zu krümmen vermag.

Es hat sich bei unseren Versuchen zeigen lassen, daß sowohl das Hypokotyl als auch der Kotyledon nicht in dem Maße von der Wurzelspitze abhängig sind, wie es Copeland wahrscheinlich zu machen suchte. Wie kommt es aber, daß Copeland zu solcher Ansicht gelangte? Vielleicht bietet eine Erklärung hierfür das abweichende Verhalten von *Lupinus albus*. Er hatte konstatiert, daß bei jungen *Lupinus*-Keimlingen nach Abtrennung der Wurzelspitze eine Reaktion unterblieb. Da er aber mit älteren Keimlingen übereinstimmende Resultate nicht erzielte, unterließ er es,

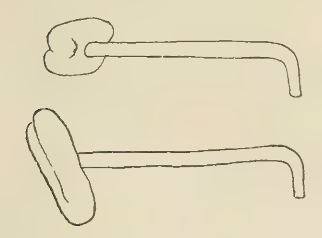


Fig. 20 u. 21.
Keimlinge von *Phoenix*. Positiv geotropische Krümmung im Kotyledon trotz Dekapitation der Wurzel.

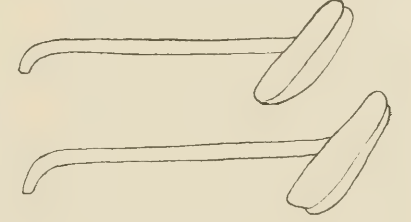


Fig. 22 u. 23.
Keimlinge von *Phoenix*, ebenfalls mit geotropischer Krümmung. Nicht nur die Wurzel, sondern auch der Sproß wurde entfernt.

mit ihnen Dekapitationsversuche anzustellen. Er beschränkte sich vielmehr darauf, den Verlauf des Wachstums und der Krümmung im Hypokotyl zu verfolgen. Aus der Tatsache, daß das Wachstum in der ersten Zeit hauptsächlich in der Basis erfolgt, schloß er, in Verbindung mit seinen Dekapitationsversuchen bei *Lupinus albus*, daß sich das Hypokotyl anfangs wie eine Wurzel verhalte, also eine positiv geotropische Reaktion nur in Abhängigkeit von der sensiblen Wurzelspitze ausführen könne. Nach meinen Experimenten ist dies nicht der Fall. Es ist aber auch wenig wahrscheinlich, daß von der Wurzelspitze über derartig große Entfernungen, wie sie durch den Zuwachs geschaffen werden, ein Reiz geleitet wird. Höchstens könnte man für die jüngsten Stadien

annehmen, daß ein in der Wurzelspitze perzipierter Reiz auf die Reaktionszone des Hypokotyls oder des Kotyledons ausstrahlt und auf ihre positiv geotropische Krümmung beschleunigend einwirkt. Eine solche Annahme wird durch die hier mitgeteilten Versuche nicht unmöglich gemacht und wir werden sehen, daß der traumatische Reiz in der Tat von der Wurzelspitze bis zum Hypokotyl und Kotyledon fortgeleitet wird.

Die Perzeption des geotropischen Reizes muß bei den dekapitierten Keimlingen in dem reagierenden Organe selbst erfolgen, wenn man nicht annehmen will, daß der Reizanstoß vom Vegetationspunkte des Sprosses ausgeht. Einer solchen Annahme widersprechen schon die bei *Phoenix dactylifera* gemachten Beobachtungen, wo eine Krümmung auch nach Verlust des Sprosses erfolgte. Dennoch wurden einige Versuche mit dikotylen Keimpflanzen gemacht. Bei Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* wurde das eine Keimblatt und die Plumula entfernt. Nachdem noch die Wurzel abgeschnitten worden war, wurden die Keimlinge in feuchten Sägespänen horizontal gelegt, wo sie eine positiv geotropische Krümmung ausführten. Infolge des doppelten Wundschockes fiel die Krümmung nicht sehr stark aus.

Bei jungen Keimlingen von *Helianthus* wurden beide Keimblätter mit der eingeschlossenen Plumula weggeschnitten. Nachdem auch die Wurzelspitze dekapitiert worden war, wurden die Keimlinge an der Wurzel horizontal fixiert. Auch hier erfolgte eine positiv geotropische Krümmung im Hypokotyl.

Sonach kommen wir zu dem Ergebnis, daß das Hypokotyl und der Kotyledon nicht nur positiv geotropisch reaktionsfähig sind, sondern auch den maßgebenden Reiz selbst perzipieren. Bei diesen Organen fällt offenbar Perzeption und Aktion zusammen. Es bedeutet dies keine außergewöhnliche Annahme, da ja das Zusammenfallen von Perzeption und Reaktion der gewöhnliche Fall ist[1]. Der jeweilige Ort der stärksten Krümmung fällt in die Zonen des stärksten Wachstums.

Versuche am Klinostaten.

Wenngleich es kaum zweifelhaft ist, daß die im vorhergehenden Abschnitt untersuchte Krümmung eine Folge der einseitig wirkenden Schwerkraft ist, wurden dennoch entsprechende Versuche am

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 602.

Klinostaten gemacht. Die Methode der langsamen Drehung am Klinostaten ist in unserem Falle wohl anwendbar, weil ja Hypokotyl und Kotyledon, wie sich bei unseren Versuchen ergab, allseitig reizbar sind. Nur bei solchen Organen wird an der horizontalen Achse des Klinostaten die einseitige Reizung durch die Schwerkraft in eine allseitige verwandelt und so das Eintreten einer geotropischen Krümmung unmöglich gemacht[1]).

Es wurden von allen untersuchten Pflanzen Keimlinge an der horizontalen Achse des Klinostaten gedreht, wobei das Hypokotyl oder der Kotyledon der Klinostatenachse parallel gerichtet war. Wie bei den früheren Versuchen wurde die Wurzel ganz oder teilweise abgeschnitten. Eine merkliche Krümmung trat im allgemeinen nicht auf. Das Hypokotyl und der Kotyledon wuchsen gerade weiter. Bei *Helianthus* trat natürlich die bereits erwähnte autonome Krümmung ein, jedoch bei dekapitierten Keimlingen in schwächerem Maße. Aus dem Verhalten der Keimlinge am Klinostaten ergibt sich, daß die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls und des Kotyledons wirklich unter dem Einfluß der einseitig wirkenden Schwerkraft erfolgt. Gleichzeitig beweist das Geradebleiben der Keimlinge am Klinostaten, daß bei der Dekapitation eine traumatische Reizung nicht stattgefunden hat. Wäre dies der Fall gewesen, so müßte die entsprechende Reaktion am Klinostaten um so stärker hervortreten. Nach dem Drehen am Klinostaten wurden verschiedentlich Keimlinge in horizontaler Lage im dampfgesättigten Raume befestigt, nachdem nochmals ein ca. 1 mm langes Stück abgeschnitten worden war. Die Keimlinge führten in normaler Weise eine positiv geotropische Krümmung aus. Das Unterbleiben einer Krümmung am Klinostaten beruhte also nicht etwa auf einem Verluste der Reaktionsfähigkeit.

Traumatropische Versuche.

Bekanntlich ruft eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze eine traumatische Krümmung der Wurzel[2]) hervor. Zum ersten Male wurde die Erscheinung von Darwin[3]) beobachtet und be-

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 567. — Sachs, Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg, Bd. II, S. 210 u. 216. — Noll, Heterogene Induktion, S. 12.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 590 ff.

3) Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von Carus. Stuttgart 1881, S. 127 ff.

schrieben. Als er den Vegetationspunkt der Wurzel einseitig verletzte, erfolgte in der Streckungszone der Wurzel eine von der Wundstelle weggewendete Krümmung. Nach Darwin ist der traumatropische Reizvorgang noch oft untersucht worden[1]). Besonders eingehende Versuche wurden von Spalding angestellt. Er fand, daß eine von der Wunde weggewendete Krümmung nur eintrat, wenn er die Spitze innerhalb einer Zone von 1,2 mm verletzte[2]). In jedem anderen Falle erfolgte eine mechanische Biegung. Diese wird verursacht durch Wachstumshemmungen des verletzten Gewebes. Die Wunde kommt hierbei auf die konkave Seite der gekrümmten Wurzel zu liegen.

Alle die bisher mitgeteilten Untersuchungen wurden an älteren Wurzeln gemacht, die sich sehr energisch krümmen, da bei ihnen eine wohlausgebildete Streckungszone vorhanden ist. Es ist nun die Frage, ob bei Keimlingen mit noch sehr kurzer und daher nur wenig krümmungsfähiger Wurzel durch eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze etwa das Hypokotyl oder der Kotyledon zu einer traumatropischen Krümmung veranlaßt wird.

Bei den folgenden Versuchen wurden die Keimlinge nach einseitiger Verletzung der Wurzelspitze in vertikaler Lage in der feuchten Kammer befestigt oder in lockere Sägespäne gesteckt. Die Verwundung geschah durch Verbrennen mit einem heißen Glasstab, anfangs auch durch Ätzen mit Höllenstein. Auf beide Arten wurden gleich gute Krümmungen erzielt. Jedoch wurde später hauptsächlich die Glasstabmethode angewendet, da sich dabei die Stärke der Verwundung besser regulieren läßt. Bei dem Ätzen mit Höllenstein fällt nämlich die Wunde leicht etwas unregelmäßig aus, da oft auch das nicht unmittelbar berührte Gewebe zerstört wird. Ein dünner Glasstab wurde zu einer Spitze ausgezogen und dann abgeschmolzen, so daß eine kleine Kugel ent-

---

1) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881, S. 141. — Detlefsen, Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitzen. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg, 1882, II, S. 642. — Spalding, The traumatropic curvature of roots. Annals of Botany 8, 1894, p. 423 ff. — Burns, Regeneration and its relation to traumatropism. Beihefte zum bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVIII, S. 159 bis 164. — Němec, Studien über Regeneration. Berlin 1905, S. 350—355. — Nordhausen, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, 1907, S. 594 ff. u. 607 ff. — Fitting, Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 231—234 u. 251.

2) Spalding, a. a. O. S. 424.

stand. Diese wurde jedesmal vor dem Berühren in der Flamme des Sparbrenners bis zur Rotglut erhitzt. An der Berührungsstelle entstand ein kleiner brauner Fleck, an dessen Ausdehnung man ungefähr ersehen konnte, ob die Wunde kräftig genug war. Wurzeln älterer Keimlinge, auf solche Weise verletzt, führen, wie auch Spaldings Versuche zeigen, eine sehr schöne traumatropische Krümmung aus. Vor allem ist hervorzuheben, daß die Krümmung immer sehr gleichmäßig erfolgte. Infolgedessen kam es höchst selten vor, daß bei einem Keimling eine traumatropische Krümmung unterblieb.

Zunächst wurden Versuche mit *Lupinus albus* gemacht. Nachdem die jungen Keimlinge an der Wurzelspitze seitlich mit dem heißen Glasstab berührt worden waren, wurden sie in der feuchten Kammer vertikal befestigt. Die Kotyledonen waren mit feuchtem Fließpapier umwickelt. In der folgenden Tabelle XI sind neben den Maßen zu Beginn des Versuches die Beobachtungen nach 19 Stunden angegeben.

Tabelle XI. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 19 Stunden
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Krümmung
1	4,9	2,0	schwach
2	4,0	2,0	90° Mitte Hypokotyl
3	4,8	1,8	90° „ „
4	4,0	1,8	70° „ „
5	4,0	1,8	80° „ „
6	4,0	1,8	70° unter der Mitte
7	4,5	2,3	80° „ „ „
8	4,0	2,0	70° Mitte Hpyokotyl
9	4,5	1,8	90° „ „
10	4,8	2,0	40° unter der Mitte

Die Tabelle zeigt, daß bei allen Keimlingen eine Reaktion im gleichen Sinne eingetreten ist. Sie besteht in einer Ablenkung aus der Vertikalen. Bemerkenswert ist dabei, daß die Krümmung im Hypokotyl erfolgt ist, während die nur sehr kurze Wurzel vollständig gerade blieb. Die traumatropische Krümmung machte sich im Hypokotyl schon nach 6—7 Stunden bemerkbar (Fig. 24). Am zweiten Tage hatten die Hypokotyle ihre Krümmung soweit ver-

stärkt, daß eine doppelte Schleife zustande gekommen war. Die Wurzel selbst war auch jetzt noch gerade. Auch schien ihr Wachstum unter dem Einfluß der Verwundung eine Verzögerung zu erleiden.

Etwas ältere Keimlinge, bei denen die Wurzel bereits lebhaft zu wachsen begann, führten weniger regelmäßige Krümmungen aus. Es erfolgte zwar auch hier eine Krümmung im Hypokotyl, jedoch

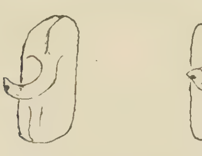


Fig. 24.
Keimling von *Lupinus albus* mit traumatropischer Krümm. im Hypokotyl nach 8 u. 24 Std.

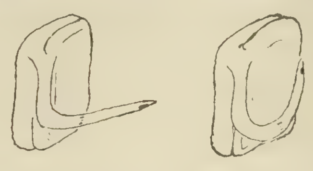


Fig. 25 u. 26.
Ältere Keimlinge von *Lupinus* mit traumatropischer Krümm. im Hypokotyl.

hauptsächlich im unteren Teile. Zur Bildung einer Schleife kam es nicht. Meist wurde die Wurzel nur durch eine Krümmung des Hypokotyls aus ihrer normalen Lage abgelenkt, im Höchstfalle so weit, daß sie nach oben sah.

Tabelle XII. *Lupinus albus.*

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 24 Stunden
	Länge des Hypokotyls mm	Länge der Wurzel mm	Krümmung
1	8	4,5	hakenförmig an der Grenze
2	8	3	Wurzel gerade, Hypokotyl gekrümmt
3	8	4	" " " "
4	8	4	an der Grenze
5	7,5	3,5	Krümmung an der Basis des Hypokot., 90°
6	7,5	4,3	Wurzel gerade, Basis des Hypokotyls gekr.

Bemerkenswert ist hierbei, daß die Wurzel, obwohl sie lebhaft wuchs, dennoch gerade geblieben war (Fig. 25 u. 26).

Bei noch älteren Keimlingen, deren Wurzeln eine Länge von 10 mm hatten, erfolgte eine Krümmung nur in der Wurzel. Die Wurzel bildete nach 24 Stunden eine Schleife, die sich nach weiteren 24 Stunden verdoppelte. Das Hypokotyl dagegen blieb während dieser Zeit vollständig gerade.

Wir sehen also, daß bis zu einem gewissen Altersstadium das Hypokotyl von *Lupinus albus* durch eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze zu einer traumatropischen Krümmung veranlaßt wird. In dem einen Falle (Tab. XI) betrug der ursprüngliche Abstand der Wunde von der Reaktionszone 2, im anderen Falle (Tab. XII) mindestens 4 mm.

Weitere Versuche wurden angestellt mit Keimlingen von *Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus vulgaris*, *Helianthus annuus*, *Ricinus communis*, *Pinus Pinea* und *Phoenix dactylifera*.

Was zunächst die Versuche mit *Phaseolus multiflorus* anbetrifft, so ist zu konstatieren, daß die Keimlinge in sehr schöner Weise eine traumatropische Krümmung ausführten. Das Hypokotyl krümmte sich unter dem Einfluß des von der Wurzelspitze ausgehenden Reizes in gleicher Weise wie das Hypokotyl von *Lupinus albus* (Fig. 27). Zu den Versuchen wurden junge Keimlinge benutzt, deren Wurzeln ca. 2 mm lang waren. Schon 15 Stunden, nachdem die Wurzelspitze einseitig verwundet worden war, hatte das anfangs vertikal orientierte Hypokotyl sich um einen rechten Winkel aus dieser Lage weggekrümmt. Nach insgesamt 24 Stunden hatte die Krümmung im Hypokotyl soweit zugenommen, daß die Wurzel, die vollständig gerade blieb, senkrecht nach oben zeigte. Die Reaktion erfolgte ungefähr in der Mitte des Hypokotyls, so daß in diesem Falle die anfängliche Entfernung von Wunde und Reaktionszone ca. 4 mm betrug.



Fig. 27.
Junger Keimling von *Phaseolus multiflorus* mit traumatropischer Krümmung im Hypokotyl nach 16 u. 24 Std.

Bei Keimlingen von *Phaseolus vulgaris* ist man zunächst zweifelhaft, ob man die eintretende Krümmung wirklich als traumatropische Krümmung aufzufassen hat. — Es wurden auch hier nur ganz junge Keimlinge verwendet, deren Hypokotyl ca. 5—6 mm und deren Wurzeln ca. 2 mm lang waren. — Trotzdem erfolgte die Reaktion nicht in gleicher Weise wie bei *Lupinus albus* oder *Phaseolus multiflorus*. Die Krümmung hatte viel Ähnlichkeit mit einer Wachstumsnutation, wie sie ja bei Keimlingen oft auftreten. Die Wurzel, die ebenso wie das Hypokotyl ziemlich lebhaft gewachsen war, war vollständig gerade geblieben (Fig. 28, 29, 30). Nur das Hypokotyl hatte sich in seinem basalen Teile gekrümmt und dadurch die Wurzel um ca. 90° aus der Vertikalen abgelenkt. Daß aber tatsächlich eine traumatropische Krümmung vorlag, geht

daraus hervor, daß sich die Wurzel stets von der Wunde wegzuwenden versucht hatte. Demgemäß lag die Wunde stets auf der Konvexseite. Die Wunde war im Anfang von der späteren Reaktionszone ca. 4 mm entfernt. Die Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* befanden sich bei dem Versuche in feuchten lockeren Sägespänen, da sie, wie bereits erwähnt, hier besser reagierten, als in der feuchten Kammer.

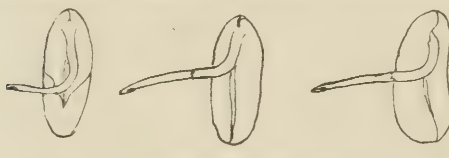


Fig. 28—30.
Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* mit traumatropischer Krümmung im Hypokotyl.

Bei Keimlingen von *Pinus*, *Ricinus* und *Helianthus* gelang es mir nicht, einwandfreie traumatropische Krümmungen im Hypokotyl hervorzurufen.

Bei Keimlingen von *Phoenix dactylifera* verfärbt sich die Wurzel nach Berührung mit dem heißen Glasstabe in ihrer ganzen Ausdehnung, so daß es den Anschein hat, als ob die ganze Wurzel abgestorben wäre. Es erfolgte aber stets eine traumatropische Krümmung im Kotyledon derart, daß die Wurzelspitze aus ihrer vertikalen Lage nach der von der Wunde abgekehrten Seite abgelenkt wurde. Es ist also das Schwarzwerden der Wurzel nicht von Bedeutung für den gesetzmäßigen Verlauf der Reaktion.

In dem der Tabelle XIII zugrunde liegenden Versuche wurde der Kotyledon in Millimeterzonen eingeteilt. In der Tabelle sind angegeben die Maße zu Beginn des Versuches, der Grad der Krümmung und die betreffende Zone, wo sich der Ort der stärksten Krümmung am Schluß des Versuches befand.

Tabelle XIII. *Phoenix dactylifera.*

Temp. 23°.

Nr.	Zu Beginn des Versuches		Nach 19 Stunden	
	Länge des Kotyledons mm	Länge der Wurzel mm	Grad der Krümmung	Krümmungszone
1	42	2	schwach	unbestimmt
2	45	1,8	—	—
3	55	2,5	30°	3
4	50	3	70°	3
5	43	2,5	80°	3—4

Die Krümmung bei Keimlingen von *Phoenix dactylifera* hat einen etwas anderen Charakter als bei Keimlingen von *Lupinus albus* und *Phaseolus multiflorus*. Denn während bei diesen das Hypokotyl nach einseitiger Verletzung der Wurzelspitze sich meist in seiner ganzen Ausdehnung an der Krümmung beteiligt, wird bei *Phoenix dactylifera* die Krümmung nur von einer sehr kurzen Zone ausgeführt (Fig. 30 und 31). Es sieht aus, als ob der Kotyledon an einer Stelle scharf umgebogen worden wäre. Die Ursache liegt darin, daß die wachsende Zone beim Kotyledon von *Phoenix dactylifera* nur sehr kurz ist. Bei *Phoenix dactylifera* ist die Wunde von der Reaktionszone getrennt durch eine Zone, die überhaupt nicht reaktionsfähig ist. Die betreffende Zone des Kotyledons nämlich, die den Sproß umschließt, besitzt ein so geringes Wachstum, daß sie sich an einer Krümmung aktiv nicht beteiligen kann. Haben die Keimlinge von *Phoenix dactylifera* ein gewisses Altersstadium erreicht, so beginnt die Wurzel kräftiger zu wachsen. Dann wird die traumatropische Krümmung nicht mehr vom Kotyledon, sondern allein von der Wurzel ausgeführt. Nach 24 Stunden bildeten in diesem Falle Wurzel und Kotyledon einen rechten Winkel. Die Wurzel war in ihrem oberen Teile scharf umgebogen. Der Kotyledon blieb während dieser Zeit und auch im Verlauf weiterer 24 Stunden völlig gerade, obgleich er, wie das Auseinanderrücken der Tuschemarken erkennen ließ, noch immer wuchs.

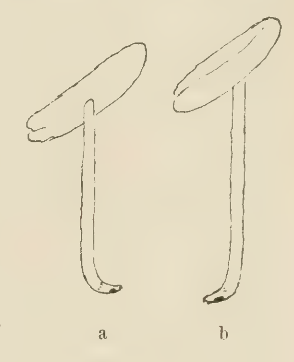


Fig. 31 a u. b. Keimling von *Phoenix dactylifera* mit traumatropischer Krümmung im Kotyledon.

Nach diesen Versuchen wird in der Tat durch eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze das Hypokotyl oder der Kotyledon zu einer entsprechenden traumatropischen Krümmung veranlaßt. Daraus ergibt sich aber ohne weiteres das Bestehen einer Reiztransmission zwischen Wurzelspitze und Reaktionszone des betreffenden Organes. Besonders deutlich geht dies aus den Versuchen mit *Phoenix dactylifera* hervor, wo die Zone, der der traumatische Reiz induziert wird, von der Reaktionszone durch eine Zone getrennt ist, die wegen ihres geringen Wachstums zu einer Reaktion nicht befähigt ist.

Daß von der Wurzelspitze her bis in das Hypokotyl oder den Kotyledon ein Reizimpuls geleitet wird, gilt zunächst nur für den traumatischen Reiz.

Anderseits ist es, wie schon mitgeteilt, nicht unmöglich, daß von der Wurzelspitze her eine gewisse Reizleitung auch für positiv geotropische Reize besteht, besonders da die Wurzelspitze in erhöhtem Maße geotropisch sensibel ist. Nur ist der etwa zugeleitete Reizimpuls für die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls oder des Kotyledons nicht von solcher Bedeutung, wie Copeland annahm; denn nach unseren Versuchen vermögen sich Hypokotyl und Kotyledon sehr wohl selbständig zu krümmen. Die Wurzelspitze ist aber insofern maßgebend für die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls oder des Kotyledons, als sie durch zugeleitete Reizimpulse diese Krümmung zu beschleunigen vermag.

Negativ geotropische Reaktion.

Der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus im Hypokotyl und Kotyledon bietet eines der vielen Beispiele dafür dar, daß sich bei gewissen pflanzlichen Organen im Laufe der Entwicklung geotropische Eigenschaften ändern[1]). Dieser Wechsel vollzieht sich unter völliger Konstanz der Außenbedingungen und dient dazu, die betreffenden Organe in eine andere Gleichgewichtslage zu bringen.

Da aber diese Stimmungsänderung nicht durch äußere Faktoren bedingt wird und allein eine Folge der fortschreitenden Entwicklung ist, so ist nicht anzunehmen, daß sie zu irgend welchem beliebigen Zeitpunkte eintritt. Vielmehr werden nach Erreichung eines gewissen Altersstadiums, das wegen der individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Keimlinge etwas schwankt, die betreffenden Keimlinge alle in gleicher Weise negativ geotropisch reagieren. Es ist aber klar, eben weil dieser Stimmungswechsel nicht durch eine Modifikation der Außenbedingungen hervorgerufen wird, daß er sich auch nicht momentan im ganzen Organ vollzieht. Es wird vielmehr so sein, daß an einer bestimmten Stelle der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus beginnt und von da aus allmählich fortschreitend auf die anderen Teile des Organes über-

1) Pfeffer, Reizbarkeit der Pflanzen, 1893, S. 22. — Pfeffer, Physiologie II, S. 609 u. 610.

greift, bis schließlich das Organ in seiner ganzen Ausdehnung negativ geotropisch geworden ist[1]).

In den folgenden Versuchen wurde beobachtet, von welcher Größe ab das Hypokotyl und das Kotyledon negativ geotropisch reagiert und in welchen Zonen die Änderung des Geotropismus zuerst erfolgt. Die Keimlinge wurden wie bei den positiv geotropischen Versuchen zum größten Teil in der feuchten Kammer horizontal befestigt. Es blieb sich dabei gleich, ob die Wurzel entfernt wurde oder nicht.

Bei Keimlingen von *Lupinus albus* ergab sich, daß immer dann eine negativ geotropische Reaktion erfolgte, wenn die Hypokotyle etwas länger als 15 mm waren. Die stärkste Krümmung befand sich nach 24 Stunden ungefähr 5–6 mm über der Basis des Hypokotyls, also im unteren Drittel. In der folgenden Zeit griff dann die Krümmung allmählich auf die oberen Zonen über. Es scheint die Reizumstimmung in den basalen Zonen zu beginnen, da hier zuerst eine Reaktion eintritt. Außerdem war zu bemerken, daß das Hypokotyl von der Basis her in dem selben Maße, wie die Krümmung fortschritt, etwas dicker wurde. Ferner nahm zu gleicher Zeit das Längenwachstum in den einzelnen Zonen zu, wie später erörtert werden soll. Eine S-förmige Krümmung kam bei Keimlingen von *Lupinus albus* selten zustande oder doch nur in ganz geringem Maße. Es war dann das Hypokotyl an der Ansatzstelle der Kotyledonen schwach nach unten gekrümmt.

Für Keimlinge von *Helianthus annuus* wurde konstatiert, daß eine Aufkrümmung eintrat, wenn die Hypokotyle eine Länge von ca. 6 mm besaßen. Es wurde dabei in folgender Weise verfahren. Keimlinge, deren Hypokotyle ungefähr die angegebene Länge besaßen, wurden bis an die Grenze von Wurzel und Hypokotyl in Töpfe mit feingesiebter Erde gepflanzt. Dann wurden die Töpfe so gestellt, daß die Hypokotyle horizontal lagen. Am nächsten Tage hatten sich sämtliche Keimlinge an der Basis des Hypokotyls aufgerichtet. In seinem oberen Teile hatte das Hypokotyl eine positiv geotropische Krümmung ausgeführt, so daß die Kotyledonen nach unten sahen. Die Hypokotyle waren also S-förmig gekrümmt.

---

1) In ähnlicher Weise erfolgt nach Ritter bei Pflanzen vom Mohn die Ausbildung des negativen Geotropismus von der Basis zur Spitze. Ritter, Sur la flexion et le redressement de la pedoncule du pavot. Die Arbeit lag mir nur vor im Referat des Bot. Centralbl., Bd. 108, 1908, II, S. 603.

Wenn man Keimlinge an den Kotyledonen fixierte, so erfolgte ebenfalls eine S-förmige Krümmung, da sich das Hypokotyl an der Spitze positiv geotropisch krümmte und an seiner Basis aufzurichten versuchte. Im Laufe der Zeit führte das Hypokotyl auch in seinen oberen Zonen eine negativ geotropische Krümmung aus. Es wird also der positive Geotropismus in den einzelnen Teilen des Hypokotyls allmählich durch den negativen Geotropismus ersetzt, so daß schließlich auch die positiv geotropische Krümmung unterhalb der Kotyledonen ausgeglichen wird und das Hypokotyl vollständig negativ geotropisch ist (Fig. 32—36).

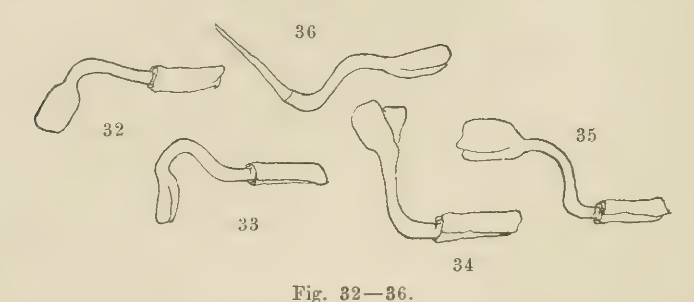


Fig. 32—36.
Keimlinge von *Helianthus annuus* mit S-förmiger Krümmung im Hypokotyl.

Bei den Keimlingen von *Helianthus annuus* kann man sehr schön sehen, wie der Wechsel des Geotropismus in der Basis des Hypokotyls beginnt und allmählich sich auch in den höher gelegenen Zonen vollzieht. Zur selben Zeit, wo die Basis bereits negativ geotropisch reagiert, ist die Spitze des Hypokotyls noch positiv geotropisch. Aus diesem Gegensatz resultiert die erwähnte S-förmige Krümmung. Er ist aber auch die Ursache für eine Krümmung, die im folgenden kurz beschrieben werden soll.

Es wurden Keimlinge von *Helianthus annuus*, deren Hypokotyl eine Länge von ca. 4—5 mm und deren Wurzeln ca. 3 bis 5 mm lang waren, in der feuchten Kammer horizontal befestigt. Am nächsten Tage zeigten die Keimlinge in der Mitte des Hypokotyls eine positiv geotropische Krümmung. Am folgenden Tage war eine Überkrümmung eingetreten und zwar derart, daß die Wurzel und der übrige Teil des Hypokotyls horizontal zu liegen kamen. — Die Wurzel war im unteren Teil nach unten gekrümmt. — Das Hypokotyl hatte also eine U-förmige Krümmung ausgeführt, dessen beide Schenkel horizontal lagen. Das Zustandekommen dieser eigenartigen Krümmung ist offenbar so zu erklären. Das

Hypokotyl war zu Beginn des Versuches ungefähr 4—5 mm lang, hatte also noch nicht das Stadium erreicht, in dem es negativ geotropisch reagiert. Bei Horizontallage tritt nun eine positiv geotropische Krümmung ein, die sich nach 24 Stunden ungefähr in der Mitte des Hypokotyls befindet. Da aber der obere Teil des Hypokotyls ebenfalls positiv geotropisch ist und sich nun seinerseits krümmt, so kommt es zu einer Überkrümmung. Eine solche wird normalerweise durch eine entsprechende Rückkrümmung im unteren Teile des Hypokotyls ausgeglichen. In diesem Falle jedoch war das Hypokotyl inzwischen in das Stadium gekommen, wo es in seinem unteren Teile negativ geotropisch wird. Es wird also durch die Schwerkraft nicht mehr eine positiv geotropische Krümmung, also auch keine Rückkrümmung hervorgerufen. Die Folge davon ist, daß sich das Hypokotyl im selben Sinne weiterkrümmt.

Gleichzeitig beginnt das Hypokotyl sich in seinem unteren Teile aufzukrümmen, um in seine normale vertikale Lage zu gelangen. Dadurch muß die Krümmung noch mehr verstärkt werden. Es wird also zu einer Schleifenbildung kommen müssen, was in der Tat eintritt. Das Hypokotyl wird erst dann aufhören, sich zu krümmen, wenn die Basis sich in inverser vertikaler Stellung befindet, was in unserem Falle am dritten Tage erreicht war.

Es wurde noch für verschiedene andere dikotyle Keimpflanzen das Stadium bestimmt, in dem die Stimmungsänderung eintritt. In der Tabelle XIV ist angegeben, welche Größe das Hypokotyl erreicht haben muß, ehe es zu einer negativ geotropischen Krümmung befähigt ist.

Tabelle XIV.

Name der Keimpflanze	Länge des Hypokotyls
Impatiens Balsamine . . .	6 mm
Cucurbita Pepo	7 „
Convolvulus tricolor	9 „
Pinus Pinea	20 „

Es ist dabei zu bemerken, daß die Keimlinge bei normaler Temperatur im Dunkeln gezogen wurden. Wenn man Keimlinge von solchen Pflanzen horizontal befestigt, wobei das Hypokotyl so groß oder etwas größer, wie angegeben ist, so erfolgte stets eine S-förmige Krümmung in gleicher Weise wie bei Keimlingen von *Helianthus annuus*, indem sich das Hypokotyl an der Spitze positiv geotropisch krümmte und in der Basis in negativ geotropischem Sinne.

Es wurde auch untersucht, ob bei Keimlingen von *Yucca angustifolia* und *Phoenix dactylifera* im Kotyledon eine Ändernng des Geotropismus eintritt.

Der Kotyledon bei Keimlingen von *Yucca angustifolia* wird sehr früh negativ geotropisch; denn schon, wenn er eine Länge von 4—5 mm erreicht hat, beginnt er sich aufzukrümmen und zwar in seinem basalen Teile, der zugleich sehr lebhaft zu wachsen beginnt. Der obere Teil des Kotyledons bleibt positiv geotropisch



Fig. 37. Keimling von *Cucurbita Pepo* mit S-förmiger Krümmung im Hypokotyl.

Fig. 38—40. Keimlinge von *Impatiens* mit beginnender negativ geotropischer Krümmung.

und wächst in geringerem Maße. Es kommt dadurch zur Ausbildung eines Knies in ähnlicher Weise, wie es Neubert[1]) für Keimlinge von *Allium* beschreibt. Es läßt sich bei Keimlingen von *Yucca angustifolia* ebenfalls konstatieren, daß zunächst die untersten Zonen des Kotyledons negativ geotropisch werden. Im selben Maße wie die Stimmungsänderung von der Basis nach der Spitze zu verläuft, beginnen die einzelnen Zonen lebhafter zu wachsen und dicker zu werden.

Bei Keimlingen von *Phoenix dactylifera* ließ sich die Ausbildung einer negativ geotropischen Reaktionsfähigkeit nicht nachweisen. Es wurde konstatiert, daß der Kotyledon positiv geotropisch reagierte, so lange er überhaupt wachstumsfähig war. Wenn er eine Länge von ungefähr 70 mm erreicht hatte, stellte er sein Wachstum ein. Eine Reaktion führte er dann überhaupt nicht mehr aus. Daß der Kotyledon von *Phoenix dactylifera* nicht negativ geotropisch wird, ist sehr wohl verständlich. Seine Aufgabe besteht ja darin, den Sproß und die Wurzel möglichst tief im Boden zu verankern. Im Einklang damit steht auch die Tatsache, daß die Wurzel erst dann lebhaft zu wachsen beginnt, wenn der Kotyledon seinerseits zu wachsen aufhört. Der Sproß vermag sich aus eigener Kraft in seine normale Lage zu bringen, da er selbst negativ geotropisch ist. Bei horizontal gelegten *Phoenix*-

1) Neubert, Die Nutationskrümmung bei *Allium*. Jahrb. f. wissenschaft. Bot., Bd. XXXVIII, S. 123—130.

Keimlingen bricht er stets auf der Oberseite durch die Wand des hohl gewordenen Kotyledons hindurch.

Wir sahen, daß die Änderung des Geotropismus im Hypokotyl der Dikotylen und dem Kotyledon der Monokotylen unter völlig gleichbleibenden äußeren Bedingungen sich vollzieht. Es ist also der Stimmungswechsel eine autonome Erscheinung. Offenbar ist er eine Folge der fortschreitenden Entwicklung. Sein Zustandekommen beruht aber nicht etwa darauf, daß sich das anfänglich positiv geotropische Hypokotyl im Laufe der Entwicklung dem dominierenden Einflusse der Wurzelspitze entzogen hätte. Denn es konnte nachgewiesen werden, daß die positiv geotropischen Reaktionen des Hypokotyls gar nicht in dem Maße von der Wurzelspitze dirigiert werden. Überdies müßte dann ein Wechsel des Geotropismus viel früher erfolgen, weil ja sehr bald durch die sich zwischen Wurzelspitze und Hypokotyl einschiebenden Zuwachselemente eine zwischen beiden bestehende Reiztransmission unterbrochen werden dürfte. Auch müßten in solchem Falle die apikalen Zonen, weil entfernter von der Wurzelspitze, früher negativ geotropisch reagieren als die basalen Zonen. In Wirklichkeit ist es aber gerade umgekehrt.

Anderseits kommt auch die Änderung im geotropischen Verhalten des Hypokotyls nicht dadurch zustande, daß das Hypokotyl neuerdings in Abhängigkeit zu einem anderen Organ, etwa der Plumula getreten wäre. Denn wir sahen ja, daß bei Versuchen mit Keimlingen von *Helianthus annuus* sich das Hypokotyl negativ krümmte, auch wenn beide Kotyledonen mit der eingeschlossenen Plumula durch einen Schnitt abgetrennt worden waren.

Der Wechsel des Geotropismus wird wohl bedingt durch innere Umgestaltungen, die im Laufe der Entwicklung Platz greifen[1]). Dafür spricht einmal die allmähliche Verdrängung des positiven Geotropismus durch den negativen von den basalen Zonen zu den apikalen und vor allen Dingen die Tatsache, daß, zeitlich damit zusammenfallend, in den betreffenden Zonen eine Wachstumsbeschleunigung einsetzt.

Wachstumsmessungen.

Der Umstand, daß bei *Lupinus albus* beobachtet wurde, wie das Hypokotyl dann etwas schneller wuchs, wenn es negativ geo-

1) Pfeffer, Physiologie II, S. 617.

Tabelle
Lupinus

Nr.	9. XII. 7 Uhr abds.		10. XII. 1 Uhr nachm.				11. XII. 10 Uhr vorm.				11. XII. 7 Uhr abds.				12. XII. 12 Uhr mitt.			
	Hypok.	Wurzel	Hypok.	Zone			Hypok.	Zone			Hypok.	Zone			Hypok.	Zone		
				I	II	III		I	II	III		I	II	III		I	II	III
1	6	2,2	11,5	5	4	2,5	13,3	5,5	4,8	3	14	5,5	5	3,5	14,5	5,5	5	4
2	5	2,5	7,3	3	2,5	1,8	10,5	5	3	2,2	11,2	5,5	3,5	2,2	13,7	6	4,2	3,5
3	4,5	2	7,2	3	2	2,2	11	6	2,5	2,5	11,6	6	3	2,6	13,5	6	4	3,5
4	5,5	2	8,3	3	3	2,3	9,2	3,5	3,2	2,5	11,7	3,5	4,2	4	12,2	3,5	4,5	4,2
5	6	2,3	8,5	3,5	2,5	2,5	9,5	4	3	2,5	10,8	4,5	3,2	3,1	13	4,5	4,5	4
6	6	2,5	7,4	3	2,8	2,6	9	4	2,5	2,5	10	4	3	3	11,3	4,1	3,6	3,6
7	6	2	8,8	3,6	3,2	2	10,5	4,5	3,5	2,5	10,9	4,5	3,8	2,6	12	4,6	4,4	3
8	5	2,3	7,8	2,8	2,5	2,5	10	4,5	3	2,5	11,4	4	3,3	3,2	12,5	4	4	4,5
9	6	2,2	8,5	4	2,5	2	10	4,5	2,5	2	10,5	5	3	2,5	12,7	5	4,2	3,5
10	4,6	2,6	9,4	4,3	2,7	2.4	12,5	6	3,5	3	13,6	6	4	3,6	14,7	6,2	4,3	4,2
11	6,5	2,7	9,2	3,3	2,6	3,3	10	3,5	3	3,5	11	3,5	3,5	4	12,6	3,6	4	5
12	4,5	2	4,9	2,5	1,7	1,7	9	4,5	2,5	2	10,2	5	3	2,2	11,5	5,2	4	2,3
13	6	2	8,4	3,7	2,7	2	10,5	5	3	2,5	10,5	5	3	2,3	13,3	5,5	3,5	4,3
14	5,5	2,5	7,8	2,8	2,5	1,8	10	4,5	3	2,5	11,3	4,8	3,6	2,9	12,8	4,8	4,2	3,8
15	6	2,4	8,0	3	2,8	2,2	10	4	3,5	2,5	10,6	4	3,6	3	11,8	4,5	3,8	3,5
Dchschn.	5,5	2,3	8,2	3,4	2,6	2,2	10,4	4,6	3,1	2,6	11,3	4,7	3,6	3	12,8	4,9	4,2	3,7

tropisch wurde, ließ es angebracht erscheinen, das Wachstum im Hypokotyl etwas genauer zu verfolgen und zu sehen, ob sich nicht etwa irgendwelche Beziehungen ergäben zwischen dem Wachstumsverlauf und der jeweiligen Reaktionsfähigkeit. Untersuchungen über das Längenwachstum des Hypokotyls speziell von *Lupinus* liegen bereits vor in der Arbeit von Strehl[1]). Er fand, was ein Versuch bestätigte, daß der Verlauf des Gesamtzuwachses nicht gleichmäßig erfolgt, sondern in einem gewissen Rhythmus[2]).

1) Strehl, Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. 1874.

2) Es scheint also das hypokotyle Glied in den ersten Tagen des Keimens eine besondere Wachstumsperiode zu haben, es entwickelt sich anfangs verhältnismäßig schnell, läßt dann im Wachstum nach, um, wie die späteren Messungen des hypokotylen Gliedes zeigen, nach längerer Zeit wiederum stärker zu wachsen und dabei gleichfalls eine große Periode zu zeigen. Zugleich bestätigt sich die bereits oben angeführte von Sachs gefundene Tatsache, daß jede Querzone eines Internodiums ihre Periode besitzt und daß sich aus den Perioden aller Querzonen die Periode des ganzen Internodiums zusammensetzt. — Strehl, Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. 1874, p. 7.

XV.
albus.

Nr.	13. XII. 12 Uhr mitt.				14. XII. 3 Uhr nachm.				15. XII. 4 Uhr nachm.				16. XII. 5 Uhr nachm.				17. XII. 6 Uhr abds.
	Hypok.	Zone I	Zone II	Zone III	Hypok.	Zone I	Zone II	Zone III	Hypok.	Zone I	Zone II	Zone III	Hypok.	Zone I	Zone II	Zone III	Hypokotyl
1	16	5,5	6	4,5	18	5,5	7	5,5	19,5	6,5	7	6	22,5	8,5	7,5	6,5	23
2	14	6	5	3	16,1	6,5	6	3,6	19	8	7	4	23	12	7	4	26
3	15	6,5	4,5	4	17,5	7	5,5	5	21	9	7	5	24	11	7	6	27
4	14,5	4	5,5	5	17,7	5,5	6,5	5,7	20	7,5	7	5,5	23	9,5	7	6,5	27
5	14,5	4,5	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	12,9	4,1	4,5	4,3	14,2	4,5	4,7	5	16,5	5,5	5	6	21,2	9	5,7	6,5	26
7	12,9	4,8	4,8	3,5	13,8	4,5	5,3	4	15	5	5,5	4,5	15,7	5,3	5,6	4,8	17
8	13,9	4,3	4.2	5,4	16,7	6	4,8	5,6	22	9	6	7	28	14	7	7	35
9	14,5	5,2	5,1	4,2	17,9	7	5,5	5,4	22,4	10	6,4	6	27,4	14	7,4	6	32
10	16,5	6,2	5	5,3	19,5	8	5,5	6	23	12	6	7	28,8	15	6,5	7,3	32
11	14,8	3,6	4,7	6	16	4	5	7	18,5	5	5.5	8	21	7	5,5	8,5	29
12	11,7	5,2	4,2	2,3	11,9	4,6	4,8	2,5	12,8	5	5	2,8	15,2	7,2	5,2	2,8	17
13	14,5	6	4	4,5	18,5	8,5	4.5	5,5	24,5	13	5	6,5	29,7	18	5,5	6,2	32
14	13,8	5	5	3,8	16	6,5	5	4,5	19,5	8,5	5,5	5,5	24,5	11,5	7	6	30
15	13	4,5	4,5	4	14,7	5	5	4.7	17	6	5,5	5,5	21.5	10,5	5,5	5,5	22
	14,1	5	4,8	4,4	16,3	6,4	5,4	5,1	19,3	7,8	5,9	5,6	23,2	10,9	6,4	6	26,6

Dies soll etwas genauer untersucht werden, wobei besonders auf den Zuwachs der einzelnen Querzonen Rücksicht zu nehmen ist. Aus gequollenen möglichst gleich großen Samen von *Lupinus albus* wurden die Keimlinge herausgeschält und die Hypokotyle durch Tuschemarken in je drei gleich große Zonen eingeteilt. Während der Versuchsdauer befanden sich die Keimlinge in feuchten Sägespänen. Jedesmal nach dem Messen wurden die Keimlinge wieder in die lockeren Sägespäne gesteckt, die durch mäßiges Begießen an die Keimlinge angeschwemmt wurden, so daß sie gleichmäßig feucht gehalten wurden. Da die Tuschemarken durch das Wachstum sich allmählich verwischten, wurde jedesmal in ihrer Mitte ein neuer Tuschestrich angebracht. In der Tabelle XV sind die einzelnen Zonen mit I, II, III bezeichnet. Als Zone I wird die basale Zone gerechnet. In der Tabelle ist nicht der Zuwachs, sondern die absolute Länge der einzelnen Zonen angegeben. Der Zuwachs ergibt sich aus der Differenz zweier aufeinander folgenden zugehörigen Messungen.

Wenn auch die Beobachtungen nicht in gleichen Zeitabständen gemacht wurden, so läßt sich doch unschwer erkennen, daß der Zuwachs nicht immer den gleichen Wert hat. Es wird sich aber empfehlen, die einzelnen Werte in ein Koordinatensystem einzutragen. Der Verlauf der dadurch erhaltenen Kurve gibt ein deutliches Bild vom Verlauf des Wachstums. Die folgende Kurve Fig. 41 veranschaulicht den Verlauf des Gesamtzuwachses des Hypokotyls. Es wurden die Beobachtungszeiten als Abszissen, die Beobachtungswerte als Ordinaten eingetragen. Es entsprechen je zwei Stunden einem Millimeter. Um etwas größere Unterschiede zu bekommen, wurde die Kurve etwas überhöht, indem je zwei

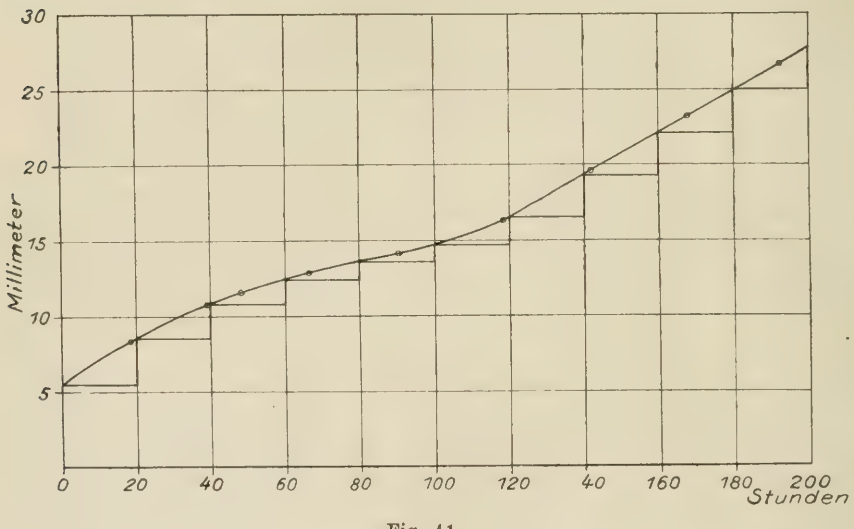


Fig. 41.

Millimeter des Maßstabes gleich einem Millimeter des Zuwachses gesetzt wurden. Auf diese Weise erhält man die obige Kurve, der die Durchschnittswerte zugrunde liegen.

An dem Verlauf der Kurve erkennt man ganz deutlich, daß das Wachstum zunächst ziemlich kräftig ist, dann nachläßt, um wieder lebhafter zu werden. Deutlicher wird dies noch, wenn man, wie es hier geschehen ist, den Zuwachs von je 20 Stunden abträgt, wodurch man eine Treppenkurve erhält.

In der Kurve, der die Durchschnittswerte zugrunde liegen, kommt das Fallen und Steigen nicht so rein zum Ausdruck, weil ja bei den einzelnen Keimlingen die Änderung in der Wachstums-

schnelligkeit zeitlich nicht genau zusammenfällt. Es werden sich daher die Übergänge etwas verwischen.

Deutlicher wird in der folgenden Kurve das Zunehmen und Abnehmen des Gesamtzuwachses im Hypokotyl. Dieser Kurve liegen Einzelbeobachtungen aus einer anderen Versuchsreihe zugrunde.

Es seien zunächst die Werte angegeben:

Zeit:	Gesamtlänge des Hypokotyls:
9. XII. 1 Uhr	5 mm
10. XII. 12 „	9 „
11. XII. 10 „	10,5 „
11. XII. 7 „	11 „
12. XII. 10 „	12 „
13. XII. 12 „	13 „
14. XII. 3 „	14,5 „
15. XII. 2 „	17,5 „
16. XII. 5 „	24 „

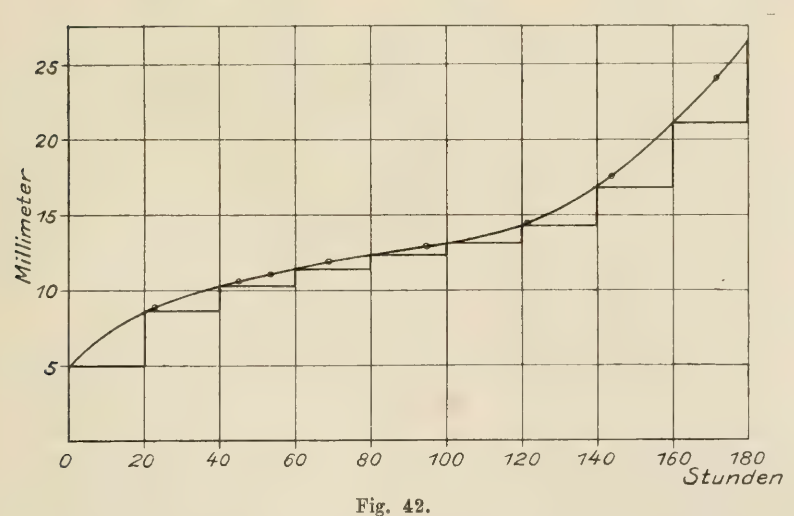


Fig. 42.

Aus dem Verlauf der beiden Kurven erkennt man, daß an zwei bestimmten Punkten sich die Wachstumsschnelligkeit ändert.

Der Zuwachs ist nur gering zwischen den Punkten mit den Abszissen 60 und 120. Ihnen entsprechen die Ordinaten 12,5 (Fig. 41) bezw. 11,5 (Fig. 42) und 16,5 (Fig. 41) bezw. 14,5 (Fig. 42). Das heißt, wenn das Hypokotyl eine Größe von ungefähr 11 mm erreicht hat, beginnt das Wachstum sich zu verlangsamen, um von einer Größe von etwa 15 mm ab wieder lebhafter zu werden.

Die Wachstumsbeschleunigung, die sich bei den Hypokotylen von etwa 15 mm Größe bemerkbar macht, ist besonders bemerkenswert. Im vorigen Abschnitt hatten wir nämlich gefunden, daß die Hypokotyle von *Lupinus albus* von einer Größe von etwa 15 mm ab negativ geotropisch reagieren. Es fällt also die Reizumstimmung mit der Wiederaufnahme des Wachstums zusammen. Daraus ergibt sich zwar noch nicht mit voller Sicherheit, daß beide Erscheinungen in irgend welchem kausalen Verhältnisse stehen. Die beiden Prozesse könnten sehr wohl unabhängig voneinander sich abspielen. Es erscheint mir aber nicht ausgeschlossen, daß zwischen der Wiederaufnahme des Wachstums und der Umstimmung der Reizbarkeit im Hypokotyl eine Wechselbeziehung besteht und zwar sprechen dafür folgende Gründe. Bereits Strehl[1]) hatte konstatiert, daß sich das Wachstum in basifugaler Richtung vollzieht, daß also ein Wachstumsmaximum sich fortbewegt von der Basis des Hypokotyls zu den Kotyledonen. Dies bestätigen auch meine Beobachtungen.

Es geht aus ihnen aber ferner hervor, daß in der basalen Zone das Wachstumsmaximum gerade dann auftritt, wenn sich der negative Geotropismus bemerkbar macht. Man sieht in der folgenden Figur, daß die Wachstumskurve dieser Zone ungefähr zum selben Zeitpunkt wie die Kurve des Gesamtzuwachses, also in der Nähe der Abszisse 120 sehr stark aufzusteigen beginnt.

In der Fig. 43 sind die Wachstumskurven der einzelnen Zonen dargestellt. Die zugrunde liegenden Zahlenwerte sind die der Tabelle XV entnommenen Durchschnittswerte.

Der Verlauf der Wachstumskurven von Zone II und III ist ein ziemlich gestreckter. Das rührt daher, daß das Wachstumsmaximum erst später zu ihnen gelangt. Der Verlauf der Kurve I dagegen gleicht durchaus in ihrem Verlaufe der des Gesamtzuwachses. In ihr kommt das Steigen, Fallen und abermalige Steigen sogar noch deutlicher zum Ausdruck. Es scheint wohl kaum zweifelhaft, daß zwischen der Wiederaufnahme des Wachstums im Hypokotyl und der Anderung des Geotropismus ein enger Zusammenhang besteht. Denn beide Prozesse beginnen zu gleicher Zeit in der gleichen Zone und schreiten von da aus in gleichem Sinne fort.

Weniger ausführliche Wachstumsmessungen wurden mit Keimlingen von *Helianthus annuus* und *Impatiens Balsamine* gemacht.

---

1) Strehl, S. 7.

Jedoch geht aus den Beobachtungen hervor, daß auch hier zur gleichen Zeit, wo die Reizumstimmungsänderung erfolgte, eine Beschleunigung des Wachstums eintritt; sie bestätigen also die bei Keimlingen von *Lupinus albus* gemachten Beobachtungen.

Zum Schluß sei noch kurz über den Verlauf des Wachstums beim Kotyledon von *Phoenix dactylifera* berichtet. Der Kotyledon stellt sein Wachstum überhaupt ein, wenn er eine Länge von etwa 70 mm erreicht hat. Sein Wachstum erfolgt in gleicher Weise wie bei Wurzeln, das heißt dicht an der Basis. Da er bis zum Schluß positiv geotropisch bleibt, so ist das sehr vorteilhaft, weil durch die

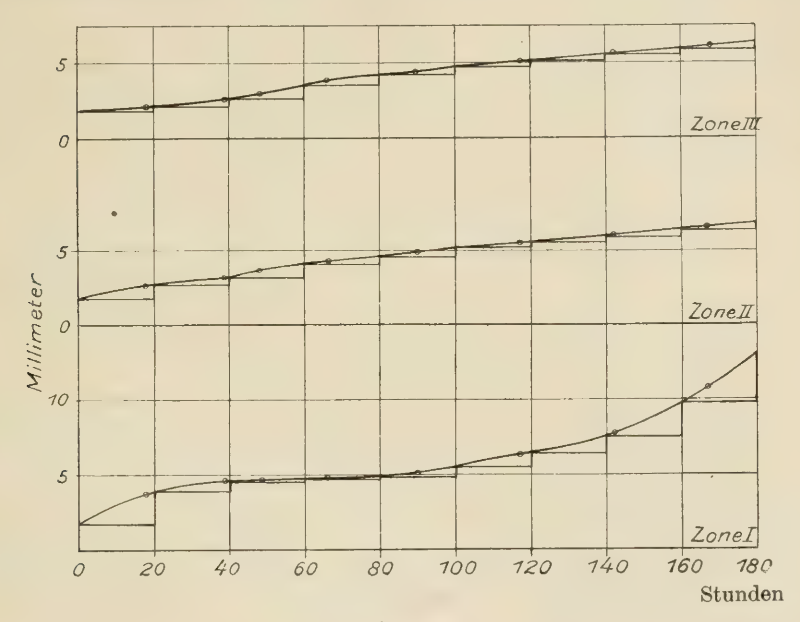


Fig. 43.

wachsende Zone immer nur die kurze Wurzel und der unterste Teil des Kotyledons vorwärts zu bewegen ist, die Reibung im Erdboden also dadurch herabgesetzt wird. Die wachsende Zone ist ziemlich kurz. Am stärksten wächst eine Zone, die sich 3—4 mm über der Basis befindet. Zum Vergleich seien die folgenden Werte angeführt, die ein Bild von der Wachstumsverteilung eines 10 mm langen Keimlings nach 20 Stunden geben. Der Kotyledon war durch Tuschemarken in Zonen von je 1 mm Abstand geteilt worden.

Zone:	1	2	3	4	5	6
Länge nach 20 Stunden:	1	1,3	1,5	2,5	1,9	1,4 mm.

Zusammenfassung der Resultate.

Aus den mitgeteilten Versuchen ergeben sich die folgenden Tatsachen

1. Das Hypokotyl und der Kotyledon der untersuchten Pflanzen sind auch nach der Dekapitation der Wurzelspitze imstande, eine positiv geotropische Reaktion auszuführen.
2. Durch einseitige Verletzung der Wurzelspitze wird bei sehr jugendlichen Keimlingen das Hypokotyl oder der Kotyledon zu einer entsprechenden traumatropischen Krümmung veranlaßt.
3. Der Übergang vom positiven zum negativen Geotropismus beginnt in den basalen Zonen des Hypokotyls und schreitet allmählich von da aus nach der Spitze zu fort.
4. Das Wachstum des Hypokotyls erfährt zur selben Zeit, wo der negative Geotropismus einsetzt, eine Beschleunigung und zwar bewegt sich das Wachstumsmaximum ebenso von der Basis zur Spitze des Hypokotyls wie die Ausbildung des negativen Geotropismus.

   Der Verlauf des Wachstums bei dem Kotyledon von *Phoenix dactylifera* gleicht dem einer Wurzel.

Die Versuche zu dieser Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Ich möchte nicht verfehlen, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die wohlwollende Unterstützung, die er mir hat zuteil werden lassen. Ebenso fühle ich mich zu Danke verpflichtet Herrn Prof. Dr. Miehe, Herrn Dr. Gießler und Herrn Swart.

Literatur-Verzeichnis.

Burns, Regeneration and its relation to traumatropism. Beihefte z. botan. Centralbl., 1904, Bd. XVIII, S. 159—164.

Copeland, Positive geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanical Gazette, 1901, Bd. 31, S. 410—421.

Czapek, Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXV, S. 313 ff.

— Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 175 ff.

Czapek, Über den Vorgang in der Reizperzeption in der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1901, Bd. 19, S. 116 ff.

Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von Carus, Stuttgart 1881.

Detlefsen, Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Arb. d. bot. Instit. zu Würzburg, 1882, II, S. 627 ff.

Fitting, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiologie, 4, 1905, S. 677 ff.

— Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, p. 177 ff.

Gatin, La germination du dattier. Ann. des Sciences Naturelles, 1906, IX. Ser., Bd. 3, S. 309 ff.

Kaiser, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Abtrennungen und Verwundungen auf die geotropische Reaktion von Pflanzen. 1907.

Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, S. 80 ff, 1901.

— Studien über Regeneration. Berlin 1905.

Neubert, Die Nutationskrümmungen des Keimblattes bei *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1902, S. 119 ff.

Noll, Heterogene Induktion. 1892.

— Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, Bd. XXXVI, S. 80 ff.

Nordhausen, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, S. 557 ff.

Pfeffer, Reizbarkeit der Pflanzen, 1893.

— Pflanzenphysiologie. 1904, Bd. II.

Rimmer, Über die Nutation und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., I. Abt., 1884, Bd. 89.

Ritter, Sur la flexion et le redressement de la pedoncule du pavôt. Referat im Bot. Centralbl., Bd. 108, 1908, S. 603.

Sachs, Die Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Ztg., 1862, S. 241 ff.

— Über die Keimung von *Allium Cepa*. Bot. Ztg., 1863, S. 57 ff.

— Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. botan. Instituts zu Würzburg, 1874, S. 584 ff.

Spalding, The traumatropic curvature of roots. Annals of Botany, Bd. 8, 1894, S. 423 ff.

Strehl, Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes. 1874.

Townsend, The correlation of growth under the influence of injuries. Ann. of Bot., Bd. 11, 1897, S. 509 ff.

Vöchting, Bewegung der Blüten und Früchte. 1882.

Wiesner, Die undulierende Nutation. 1876.

— Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.



Über geschlechtbestimmende Ursachen.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel IX und X.

In einem Aufsatz, den ich im verflossenen Jahre in der Zeitschrift für Botanik veröffentlicht hatte[1]), konnte ich darüber berichten, daß mir weibliche Stöcke von *Mercurialis annua*, die mit dem eigenen, in vereinzelten männlichen Blüten an ihnen erzeugten Pollen bestäubt worden waren, ausschließlich weibliche Nachkommen lieferten[2]). Ich hatte 907 Samen von so bestäubten, isolierten weiblichen Stöcken geerntet. Aus diesen Samen erwuchsen mir 148 Pflanzen, sämtlich weiblichen Geschlechts. Der Ausfall des Versuchs war von überraschender Reinheit, und in gutem Einklang mit den Vorstellungen, die ich mir über die Ursachen der Verteilung des Geschlechtes im Pflanzenreich gebildet hatte[3]). Sehr wichtig war es nun anderseits zu prüfen, wie sich etwaige Nachkommen aus vereinzelt an männlichen Stöcken von *Mercurialis annua* erzeugten weiblichen Blüten im Hinblick auf ihr Geschlecht verhalten würden. Über das gelegentliche Vorkommen solcher Blüten an männlichen Stöcken von *Mercurialis annua* ist wiederholt berichtet worden. Es galt nun nach ihnen zu suchen, womit im Spätsommer des vorigen Jahres begonnen wurde. Solche männlich-weiblichen Pflanzen erwiesen sich in der Umgegend von Bonn als höchst selten. Allmählich brachte aber doch der Techniker an unserem Institut, Hubert Sieben, eine genügende Zahl

1) Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. Der genannten Zeitschrift I. Jahrgang, 1909, S. 507.

2) A. a. O., S. 515.

3) Die über das Geschlecht entscheidenden Vorgänge. *Sphaerocarpus*. In: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr., Heft VII, 1909, S. 1.

von ihnen heim. Diese Pflanzen, mit großen Erdballen im Freien ausgehoben, wurden, in Töpfe gesetzt, isoliert weiter gezogen. Zur Bestäubung der weiblichen Blüten diente der Pollen der eigenen Pflanze. Außerdem blieb eine Anzahl solcher Pflanzen an ihrem Ursprungsort im Freien stehen und erfolgte dort die Ernte ihrer reifen Früchte. Tatsächlich war es ja in diesem Falle gleich, ob der Pollen von derselben oder von einer fremden männlichen Pflanze komme. Nur durften ihn nicht vereinzelte männliche Blüten einer weiblichen Pflanze geliefert haben. Mit einer solchen Gefahr brauchte man aber, bei der großen Seltenheit derartiger Vorkommnisse, nicht zu rechnen.

Das Resultat der Aussaaten sei gleich vorweggenommen: Aus den vereinzelten weiblichen Blüten männlicher Stöcke gingen nur männliche Pflanzen hervor.

Doch bevor ich auf die Schilderung der einzelnen Pflanzen, die zu meinen Versuchen dienten und ihrer Nachkommen eingehe, muß ich hier die Ergebnisse vorausschicken, zu denen C. Correns bei seinen Experimenten über „die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen" gelangte. Zudem werde ich an die theoretischen Gesichtspunkte zu erinnern haben, die mich beim Niederschreiben meines Aufsatzes über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen im VII. Heft meiner histologischen Beiträge leiteten, und die seitdem die Fragestellung bei meinen eigenen Versuchen bestimmten.

Von C. Correns' grundlegenden Arbeiten auf dem hier in Betracht kommenden Gebiete halte ich mich vorerst an den Aufsatz: Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen[1]). Dieser Aufsatz berücksichtigt die Ergebnisse aller der diesbezüglichen Untersuchungen, die sein Verfasser in den vorausgegangenen Jahren angestellt und in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft aus den Jahren 1904, 1905 und 1906, sowie in den Bänden XLIV und XLV der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik aus den Jahren 1907 und 1908, veröffentlicht hatte. C. Correns faßte diese Ergebnisse dahin zusammen: „daß sich bei den gynodiöcischen Pflanzen die verschiedenen Geschlechtsformen aus ihren Samen, vorwiegend bis ausschließlich, wieder selbst hervorbringen, so daß also die Nachkommenschaft der zwittrigen Pflanzen wieder vor-

1) Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch., 1908, S. 686.

wiegend aus Zwittern, die der weiblichen vorwiegend aus Weibchen besteht“ [1]). Besonders scharf konnte er das für *Satureia hortensis* nachweisen, die nur in zwei Formen, einer rein weiblichen und einer gynomonöcischen bei den Versuchen zur Verwendung kam. Weniger eindeutig fielen die Versuche mit solchen Pflanzen wie *Silene inflata* aus, wo die Entwicklung von der Zwitterform aus nicht nur die weibliche, sondern auch die männliche Richtung eingeschlagen hat. Weibliche Stöcke von *Silene inflata*, die fast nur weibliche Nachkommen geben, brachten in zwei Fällen nach der Bestäubung mit dem Pollen andromonöcischer, aber noch lange nicht rein männlicher Pflanzen, viel mehr ± zwittrige und viel weniger weibliche Nachkommen hervor. Bei *Plantago lanceolata*, die sehr zahlreiche erbliche Bindeglieder zwischen der rein zwittrigen und der rein weiblichen Form aufweist, machte sich ein geschlechtbestimmender Einfluß des Pollens deutlich geltend und zwar um so stärker, je weniger die Pflanze, welche die Eier lieferte, ausgesprochenen Charakter hatte. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft zeigte sich sowohl von der die Eier, als auch von der den Pollen liefernden Pflanze abhängig. Je ausgesprochener eine Pflanze Keimzellen mit der weiblichen Tendenz bildete, um so geringer war der Einfluß der Herkunft des Pollens. Der Einfluß des Pollens machte sich nicht nur bei den zwei extremen Geschlechtsformen, sondern auch bei den Zwischenstufen geltend. Bei *Satureia hortensis*, wo der Pollen gar keinen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen der Weibchen ausübt, die alle weiblich werden, könne das nach C. Correns nur daran liegen, daß die weibliche Tendenz der Eier dieser Weibchen so stark ist, daß sie über die gynomonöcische Tendenz der Pollenkörner dominiert. Worauf der Einfluß des Pollens beruht, das wollte C. Correns in dem hier besprochenen Aufsatz noch nicht entscheiden. Zwei Annahmen schienen ihm aber besonders nahe zu liegen. „Es könnten einmal alle Keimzellen einer Geschlechtsform die gleiche Tendenz besitzen, aber in verschiedener Stärke.“ Es ließe sich aber auch annehmen, „es lägen ganz bestimmte Stärkeverhältnisse zwischen den verschiedenen Tendenzen vor, es dominiere z. B. die weibliche Tendenz stets über die zwittrige, es bilde aber nicht jede Form ausschließlich Keimzellen mit der ihr eigenen Tendenz, sondern auch solche mit fremder Tendenz“, so im konkreten Falle „neben

1) A. a. O., S. 686.

überwiegend solchen mit $\pm$ zwittriger, auch welche mit weiblicher Tendenz", oder „neben fast lauter solchen mit weiblicher Tendenz, einzelne mit $\pm$ zwittriger". Das was wir von der Geschlechtsbestimmung völlig getrenntgeschlechtlicher Pflanzen wissen, spräche, meint C. Correns, gegen die erste Alternative. C. Correns stützt sich für völlig getrenntgeschlechtliche Pflanzen hierbei auf die Ergebnisse, die er in seiner Arbeit „Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts" zur Veröffentlichung brachte, wonach die Eier der Weibchen solcher Pflanzen sämtlich die weibliche Tendenz besitzen, der Pollen der Männchen zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich gestimmt ist, wobei die männliche Tendenz der einen Hälfte dieser Pollenkörner über die weibliche Tendenz der Eier dominiert[1]).

In meinem theoretischen Aufsatz über das Geschlecht, im VII. Heft der histologischen Beiträge, suchte ich zu begründen, daß eine richtige Würdigung des Geschlechtsproblems, nur auf phylogenetischer Grundlage sich gewinnen lasse. Es gelte vor allem, sich darüber klar zu werden, wie die Merkmale zustande kamen, die zur Bezeichnung der beiden Geschlechter bei Metaphyten und Metazoen dienen. Ein auffallender Parallelismus liege in der geschlechtlichen Entwicklung der beiden organischen Reiche vor, der daher auch zu Vergleichen in dieser Richtung von jeher angeregt habe. In beiden Reichen folgte auf die ursprüngliche geschlechtliche Differenzierung, die sich an der noch allein bestehenden haploiden Generation vollzog, die Ausbildung der diploiden Generation aus dem Befruchtungsprodukt. In beiden Reichen gelangte diese diploide Generation weiterhin zur Herrschaft. Sie ist es, deren geschlechtliche Eigenschaften die Merkmale des Geschlechts bei Metaphyten und Metazoen abgeben.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst die geschlechtlichen Verhältnisse bei Organismen, die als selbständige Bionten nur durch die haploide Generation vertreten sind. Die Beispiele entlehne ich dem Pflanzenreiche. Angenommen wir haben es mit einer Chlorophycee zu tun, die an ihrem Thallus Antheridien und Oogonien bildet. Das befruchtete Ei liefert die Zygote, deren Kern bei der Keimung eine Reduktionsteilung ausführt, welche die durch die Befruchtung verdoppelte Zahl der Chromosomen wieder auf die einfache Zahl zurückführt. Mit dieser Reduktionsteilung ist noch keine Ge-

---

1) A. a. O., 1908, S. 41.

schlechtstrennung verbunden. Vielmehr sind die Teilungsprodukte der Zygote übereinstimmend hermaphrodit. In den haploiden Individuen, die aus ihnen hervorgehen und die A. F. Blakeslee[1]) als homothallisch bezeichnen würde, vollziehen sich erst die Geschlechtssonderungen, denen die männlichen Antheridien und die weiblichen Oogonien ihre Entstehung verdanken. Ist aber eine gegebene Chlorophycee getrenntgeschlechtlich oder heterothallisch, d. h. produziert sie nur Antheridien oder nur Oogonien an einem gegebenen Individuum, so vollzieht sich, wie sich bestimmt jetzt annehmen läßt, die Geschlechtstrennung bei der Reduktionsteilung, in der keimenden Zygote, die zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Nachkommen liefert.

Mit voller Sicherheit hat sich diese Trennung der Geschlechter im Anschluß an die Reduktionsteilung bei den diöcischen Moosen nachweisen lassen. Bei den Moosen geht bekanntlich aus dem befruchteten Ei nicht gleich wieder die haploide, ursprüngliche Generation hervor, sondern das diploide Sporogon, welches als besonderes Gebilde sich ausgestaltet hat, und das diploide Glied in dem Generationswechsel dieser Pflanzen repräsentiert. Die Reduktionsteilung stellt den Schlußakt in der Entwicklung der diploiden Generation dar. Sie vollzieht sich in besonderen hierfür angelegten Gonotokonten, den Sporenmutterzellen, die vier haploide Sporen liefern. Die Vierzahl der Teilungsprodukte ist mit dem Vorgang der Reduktionsteilung ursächlich verknüpft und kehrt in den Gonotokonten des Pflanzen- und Tierreichs stets wieder. Die von dem diploiden Sporogon der Moose erzeugten haploiden Sporen, geben der haploiden Generation der Moose, den eigentlichen Moospflänzchen wieder den Ursprung und so wechseln die haploiden Gametophyte und diploiden Sporophyte dauernd im Generationswechsel jedes Individuums ab. Ist die betreffende Spezies monöcisch, also hermaphrodit, so ist die Reduktionsteilung nicht mit einer Trennung der Geschlechter in den Sporen verbunden, letztere vollzieht sich erst innerhalb des Moospflänzchens bei Bildung der Geschlechtsorgane. Handelt es sich hingegen um eine diöcische, also getrenntgeschlechtliche Moosart, so wird die Geschlechtstrennung bei der Reduktionsteilung vollführt. Daß dem so ist,

1) Differentiation of sex in Thallus, Gametophyte und Sporophyte, Bot. Gazette, Vol. XLII, 1906, p. 161 und The biological significance and control of sex, Science N. S., Vol. XXV, 1907, p. 366.

dafür hat sich bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus* der direkte Beweis erbringen lassen[1]). Die vier Sporen, die aus jeder Sporenmutterzelle hervorgehen, keimen nämlich bei diesem Lebermoos ohne sich zu trennen, zwei männlichen und zwei weiblichen Pflänzchen den Ursprung gebend[2]). Auch bei den diöcischen Moosen ist das Sporogon hermaphrodit, da sich zu seiner Bildung Spermakern und Eikern im Ei vereinigten. Daher die Moospflänzchen, die man durch Sprossung aus den Sporogonen künstlich hervorzulocken vermag, unter allen Umständen monöcisch sind, mag es sich um eine monöcische oder diöcische Spezies handeln. Diese eigenartigen Moospflänzchen sind diploid, ungeachtet sie der haploiden Generation gleichen. Daß sie, aus den Sporogonen diöcischer Arten erzogen, monöcisch werden, haben Élie und Emile Marchal[3]) in sinnreich durchgeführten Versuchen erwiesen. Sie erzielten auf solchem Wege monöcische Individuen von Arten, die in der Natur nur im diöcischen Zustand bekannt sind. Um ihre Geschlechtsprodukte zu bilden, schritten diese monöcischen Individuen im Innern ihres Körpers zu sexuellen Scheidungen, welche die betreffende Spezies sonst in ihren Gonotokonten ausführt. Ob nun solche Scheidungen im Soma bei Anlage der Geschlechtsprodukte, ob sie in den Gonotokonten sich vollziehen, es handelt sich augenscheinlich um dieselben Vorgänge, die als solche somit nicht wie Mendelsche Spaltungen von Merkmalpaaren, an Reduktionsteilungen in den Gonotokonten geknüpft zu sein brauchen.

Phylogenetisch waren die Geschlechtssonderungen im Soma überhaupt die ursprünglichen. Ihre Verknüpfung mit der Reduktionsteilung ist ein sekundärer Vorgang. Er stellte sich als einfachstes Mittel ein für Diöcie.

Mit Beachtung dieser Gesichtspunkte, wollen wir den Weg verfolgen, den die sexuellen Differenzierungen innerhalb jener Entwicklungsreihe einschlugen, die von den homosporen Farnen,

---

1) Vgl. meine Arbeit: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., S. 4.

2) Die Kulturen, welche W. D. Hoyt bei der diöcischen *Dictyota dichotoma* aus Tetrasporen erzielte, die einem Individuum entstammten, lassen es ihm wahrscheinlich erscheinen, daß die eine Hälfte dieser Tetrasporen männlich, die andere weiblich war, daß somit an die Reduktionsteilung die bei *Dictyota dichotoma* zur Bildung der Tetrasporen führt, die Geschlechtssonderung geknüpft ist. Alternation of generation and sexuality in *Dictyota dichotoma*, Bot. Gazette, Vol. 49, 1910, p. 56.

3) Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bull. d. l'Acad. roy. de Belgique, Classe des Sciences, No. 7, 1907, p. 765.

durch die heterosporen Filicoiden, zu den Phanerogamen führte. Zur richtigen Würdigung des ganzen Entwicklungsganges ist es erforderlich, daß wir die sexuellen Verhältnisse beider im Generationswechsel dieser Gewächse vertretenen Generationen gleichmäßig beachten.

Die Reduktionsteilung, die zur Sporenbildung bei den homosporen Farnen führt, ist mit keiner Geschlechtssonderung verbunden. Die Sporen sind hermaphrodit veranlagt und die beiden in ihnen vertretenen sexuellen Tendenzen werden nacheinander in der Ontogenie des haploiden Gametophyts aktiviert. In der Zygote kommen sie wieder zur Vereinigung, um in dem kormophyten Sporophyt, der somit hermaphrodit ist, verbunden zu bleiben, und auch nicht, wie eben schon hervorgehoben wurde, in den Gonotokonten dieses Sporophyts eine Trennung zu erfahren. Ein solcher Farn verhält sich wie ein monöcisches Moos. Daß aber bei den Moosen in dem Sporophyt beide Geschlechtstendenzen tatsächlich latent vertreten sind, das läßt sich, wie wir gesehen haben, aus den diploiden Gametophyten nachweisen, wenn man zu deren Bildung den Sporophyt künstlich anregt.

Die Diöcie, zu der bei manchen homosporen Filicoiden der Gametophyt mehr oder weniger neigt, wird nur durch äußere Einflüsse veranlaßt. Seiner Anlage nach ist dieser Gametophyt monöcisch und die sich in der Phylogenie der Filicoiden weiterhin vollziehenden Geschlechtssonderungen gehen nicht von ihm aus, sondern von dem diploiden Sporophyt. Sie stellen sich an letzterem nicht erst während der Reduktionsteilung der Gonotokonten, wie bei den diöcischen Moosen ein, sondern schon bei den Entwicklungsvorgängen, die zur Bildung der Gonotokonten führen, so daß diese bereits männlich oder weiblich sind. Sämtliche aus den in den Mikrosporangien erzeugten Gonotokonten durch Reduktionsteilung hervorgegangenen Mikrosporen geben nur männlichen Gametophyten den Ursprung, während die Reduktionsteilung der Gonotokonten der Makro-(Mega-)Sporangien entstammenden Makro-(Mega-)Sporen nur weibliche Gametophyten produzieren. Der Befruchtungsvorgang liefert naturgemäß wieder Sporophyte, die die Fähigkeit, beide Geschlechter zu erzeugen, in sich vereinigen und sie weiterhin bei der Anlage von Mikro- und Makrosporangien auch betätigen. Daß diese Betätigung sich durch besondere Gestaltungsvorgänge am Sporophyt kenntlich macht, ist eine neue Errungenschaft in dieser phylogenetischen Entwicklungsreihe, durch welche

die homosporen Filicoiden zu heterosporen werden. Diesen Schritt haben die verschiedenen Familien der Filicoiden unabhängig voneinander vollzogen, als wenn er im weiteren Fortschritt ihrer Entwicklung ihnen durch ihre zuvor erworbenen Eigenschaften aufgedrungen wäre. Die so gewonnene Heterosporie wird innerhalb der Bahn, die zu den Phanerogamen aufwärts führt, weiterhin festgehalten. Für die dort übliche Geschlechtsbezeichnung ist diese Heterosporie allein maßgebend. Das Geschlecht der haploiden Generation kommt hierfür nicht mehr in Betracht, wie denn diese haploide Generation immer vollständiger in den Körper der diploiden aufgenommen wird und ihre Selbständigkeit einbüßt. Männliches und weibliches Geschlecht bei den Phanerogamen werden fortan nur noch nach jenen äußerlich auffälligen „Geschlechtsorganen" unterschieden, die aus dem diploiden Sporophyt hervortraten und einerseits die Mikrosporen oder Pollenkörner, anderseits die Makrosporen oder Embryosäcke erzeugen. Eine andere sexuelle Sonderung als die, welche zur Bildung der Mikro- und Makrosporen führt, gibt es im Generationswechsel der heterosporen Metaphyten nicht. Aus der Teilung der Mikrosporenmutterzellen gehen Sporen hervor, die nur männliche Geschlechtsprodukte, aus der Teilung der Makrosporenmutterzellen nur solche, die weibliche Geschlechtsprodukte erzeugen.

Würde der aus der Vereinigung der Geschlechtsprodukte hervorgegangene Sporophyt in allen Fällen hermaphrodite Tendenzen äußern und Mikro- und Makrosporen ausbilden, so läge ein weiteres sexuelles Problem, als das bisher entwickelte, für das Pflanzenreich nicht vor. Doch gibt es auch Phanerogamen, die an ihrem Sporophyt entweder nur Mikrosporen, oder nur Makrosporen erzeugen, demgemäß männlich oder weiblich sind, und aus dieser Diöcie erwachsen uns neue sexuelle Probleme. Ja, solche diöcische Phanerogamen, so gering auch ihre Zahl gegenüber den hermaphroditen ist, hat man vornehmlich zum Studium sexueller Fragen im Pflanzenreich herausgezogen, wegen der Analogie, die sie in ihrer Geschlechtsverteilung mit den Tieren darbieten und weil man hoffte, daß von ihnen aus einiges Licht auch über die Ursachen der Geschlechtsverteilung bei den Tieren sich ausbreiten könnte.

Nach Anknüpfungspunkten für die Geschlechtsverschiedenheit der diploiden Generation bei Phanerogamen wie bei Metazoen, mußte man in den Geschlechtsprodukten der haploiden Generation suchen. Daß Spermatozoen, bezw. Spermakerne, männliche, Eier

weibliche Geschlechtsprodukte sind, daran war nichts zu ändern, doch schien damit nicht ausgeschlossen, daß sie Träger von Eigenschaften seien, die über ein von dem eigenen unabhängiges Geschlecht in der diploiden Generation, die aus ihrer Vereinigung hervorgehen soll, entscheiden. Parthenogenetische Vorgänge im Tierreich lehrten ja, daß es Fälle gibt, wo aus unbefruchteten Eiern Männchen hervorgehen können, also die weibliche Natur des Eies als Geschlechtsprodukt kein Hindernis für es bildet, daß es eine männliche Entwicklungsrichtung einschlage.

Ich habe es versucht, für die Ursachen, welche über das Geschlecht im Pflanzenreich entscheiden, eine phylogenetische Grundlage zu gewinnen, und das scheint mir der Weg zu sein, auf dem auch in den verschiedenen Abteilungen des Tierreiches dieser Aufgabe näher zu treten wäre.

Die Phylogenie der Sexualität, wie sie für die Phanerogamen aus dem Verfolg der Entwicklungsreihe, die in ihnen gipfelt, sich ergibt, scheint mir zu verlangen, daß man auch für Diöcie, wo sie bei ihnen sich einstellt, an jener Geschlechtssonderung festhalte, die sich im Sporophyt bei Anlage der Mikro- und Makrosporenmutterzellen vollzogen hat. Ich möchte mich daher so lange, als sicher gestellte Tatsachen es nicht anders verlangen, auf den Standpunkt stellen, daß die Pollenkörner diöcischer Phanerogamen alle männlich, die Eier alle weiblich sind, nicht aber daß ein Teil der Pollenkörner oder Eier mit der Tendenz zum einen, ein Teil mit der Tendenz zu dem anderen Geschlecht ausgestattet sein könne. Halte ich aber an der männlichen Tendenz aller Pollenkörner, an der weiblichen aller Eier fest, so verfüge ich nur über Verschiedenheiten in der Stärke dieser Tendenz, um mir die Ursachen der phanerogamen Diöcie verständlich zu machen. Sowohl C. Correns wie Fr. Noll waren, und zwar unabhängig voneinander, zu dem experimentellen Ergebnis gelangt, daß für die Diöcie bei Phanerogamen der Pollen verantwortlich zu machen sei. Ihre Versuche mit diöcischen Angiospermen führten sie zu dem Schlusse, daß die Tendenz der Eier eine übereinstimmend weibliche sei. Doch stattete C. Correns[1]) die Pollenkörner mit sexuell gegensätzlichen Tendenzen aus, dabei annehmend, daß von den vier Körnern, die jede Mutterzelle erzeugt, zwei männlich und zwei weiblich veranlagt

---

1) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, 1907.

seien. Das war Fr. Nolls[1]) Ansicht nicht, der es vielmehr für wahrscheinlich erklärte, daß alle Pollenkörner männlich gestimmt seien, doch so, daß von den vier Teilungsprodukten jeder Pollenmutterzelle zwei diese Stimmung in höherem, zwei in geringerem Maße besäßen. C. Correns schöpfte die Beweise für seine Schlußfolgerungen aus seinen Kreuzungsversuchen zwischen der diöcischen *Bryonia dioica* und der monöcischen *Bryonia alba*. Die Weibchen der diöcischen *B. dioica* mit Pollen der *B. alba* bestäubt, ergaben als Nachkommen nur, bezw. so gut wie nur Weibchen. Die Diöcie der *B. dioica* dominierte über die Monöcie der *B. alba*. Daß aber zugleich nur Weibchen entstanden, ließ folgern, daß alle Eier der *Bryonia dioica* weiblich disponiert sein mußten. Wurden weibliche Blüten der monöcischen *B. alba* mit Pollen der diöcischen *B. dioica* befruchtet, so bestand die Nachkommenschaft annähernd zur Hälfte aus Männchen und Weibchen. W. Bateson[3]), der die C. Corrensschen Versuche mit den beiden Bryonien wiederholte und dieselben Ergebnisse wie er gewann, glaubt diese jedoch umdeuten zu müssen. Die sexuell gegensätzlichen Tendenzen sollen bei *Bryonia dioica* den Eiern, bei *B. alba* den Pollenkörnern zuzusprechen sein, eine solche Verschiedenheit zwischen zwei nahe verwandten Spezies somit möglich sein. Bei W. Bateson wird diese Vorstellung durch den Wunsch erweckt, die bei diöcischen Angiospermen gewonnenen Ergebnisse über Vererbung des Geschlechts mit dem Ausfall bestimmter tierischer Versuche in Einklang zu bringen und auch die sexuellen Sonderungen den Mendelsschen Regeln unterzuordnen, worauf ich später zurückkomme. George Harrison Shull[4]), der auch auf dem letzteren Standpunkt steht, sucht seinerseits die Berechtigung der von C. Correns aus seinen *Bryonia*-Versuchen gezogenen Schlüsse dadurch abzuschwächen, daß er darauf hinweist, daß es sich hierbei um Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen Arten handelt, wobei unter Umständen bestimmte Merkmaltrennungen unterbleiben. Fr. Noll[5]) stützte seine Ansicht vornehmlich auf Bestäubungsversuche mit Hanf, *Cannabis sativa*. Von einzelnen Weibchen, deren sämtliche Blüten mit gemischtem Pollen, der von

1) Vorläufiger Abschluß der Versuche über die Bestimmung des Geschlechts bei diöcischen Pflanzen. Sitzungsber. d. Niederrh. Ges. in Bonn, Naturwiss. Abt., 1907, S. 68.

2) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, 1907, S. 21 ff.

3) Mendels Principles of Heredity, 1909, p. 166 ff.

4) Inheritance of Sex in Lychnis. Bot. Gazette, Bd. 49, 1910, p. 111.

5) A. a. O., S. 77 ff.

verschiedenen Männchen stammte, bestäubt wurden, erntete er Nachkommen, deren Geschlecht wechselnde Zahlenverhältnisse aufwies, die keinerlei Gesetzmäßigkeit verrieten. Er schloß daraus, daß die Eier nicht verantwortlich für die Einhaltung bestimmter Zahlenverhältnisse unter den Geschlechtern seien. Hingegen stellte sich das zu erwartende Zahlenverhältnis ein, wenn die sämtlichen Pollenkörner eines Männchens zur Bestäubung beliebig vieler Weibchen verwendet und die Nachkommen auf ihr Geschlecht geprüft wurden. Wie schon erwähnt, kam Fr. Noll zu dem Ergebnis, daß die Eier der von ihm geprüften Diöcisten übereinstimmend weiblich veranlagt waren, die Pollenkörner verschieden stark männlich. Das ist die Auffassung, die ich mir aus phylogenetischen Gründen auch bilden mußte, und die sich demgemäß mit der Fr. Nollschen deckt. Wie weit Fr. Noll berechtigt war, aus seinen Versuchen den von ihm gezogenen Schluß wirklich zu ziehen, ist eine andere Frage. Seine Kulturen hätten sehr wohl auch einen anderen Ausfall haben können, als den, der sich einstellte. Eine männliche Hanfpflanze produziert etwa 12500000 Pollenkörner[1]). Da Fr. Noll ein kleines Exemplar wählte, so mag es die Hälfte gewesen sein. Der mit dünnem Marderpinsel den Narben aufgetragene Pollen mußte nach Hunderten zählen. Je ein Pollenkorn konnte aber für die einzige Samenanlage der Blüte jedesmal zur Verwendung kommen. Welchem Korn das gelang, war Sache des Zufalls, ein Zufall, der somit auch das Gesamtergebnis der Ernte bestimmen mußte, soweit diese nicht etwa aus nach sehr vielen Tausenden zählenden Individuen bestand. Das war aber in den genannten Versuchen nicht der Fall.

Von den phylogenetischen Gesichtspunkten aus, die mich bei Beurteilung der sexuellen Verhältnisse des Pflanzenreiches leiteten, konnte ich nur mit einer solchen Vorstellung wie die, welche Fr. Noll glaubte aus seinen Versuchen ableiten zu müssen, rechnen, also mit der Annahme, daß die Eier mit gleich stark weiblicher, die Pollenkörner mit verschieden starker männlicher Tendenz ausgestattet seien. Dabei konnte aber weiter erwogen werden, ob der an die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen allem Anschein nach geknüpfte Sonderungsvorgang zwei Pollenkörner mit stärkerer, zwei mit schwächerer männlicher Tendenz ausstatte, oder ob er die männliche Potenz zwei Pollenkörnern ganz zuteile, die beiden

1) Vgl. meine Angabe in Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., S. 34.

anderen aber in dieser Beziehung leer ausgehen lasse, somit neutral mache. Die erste der beiden Annahmen erscheint mir allein zulässig, einmal vom phylogenetischen Standpunkt aus, zweitens weil sie mir leichter das Auftreten männlicher Blüten an weiblichen Stöcken, etwa jenen einer *Mercurialis annua*, erklärt. Würden nämlich zur Erzeugung der *Mercurialis*-Weibchen Pollenkörner mit weiblicher Tendenz mit Eiern ebensolcher Tendenz zusammenwirken, woher sollte sich dann jenes Quantum an männlicher Tendenz in dem Weibchen ableiten, das zur Aktivierung der Anlagen für die männlichen Blüten nötig ist? Daß die sexuelle Tendenz der Geschlechtsprodukte, welche die haploide Generation erzeugt und die über das Geschlecht der diploiden Generation entscheiden, aber tatsächlich einer Abstufung fähig ist, werden wir noch weiter zu begründen suchen.

Den Eiern diöcischer Angiospermen scheint in Wirklichkeit eine sexuell gleichartige Tendenz zuzukommen. Daß das Verhalten der Eier in dieser Beziehung ein anderes als das der Pollenkörner sein könne, ist unschwer zu begreifen, berücksichtigt man die Verschiedenheiten, die auch im übrigen die Entwicklung aufweist, die mit der Bildung der einen und der anderen Geschlechtsprodukte endet. Schon die Wege, die zur Bildung der Pollen- und Embryosackmutterzellen führen, divergieren; noch weit mehr aber die Vorgänge, die sich hierauf in diesen Mutterzellen abspielen. Weiter wäre zu berücksichtigen, daß lange, bevor Diöcie bei einzelnen Angiospermen den Hermaphroditismus ablöste, jene Reduktion der Anlagen in den Embryosackmutterzellen sich vollzogen hatte, durch welche die Zahl der Eier auf ein einziges Ei beschränkt wurde. Eine Verteilung ungleich starker weiblicher Tendenzen auf die Eier konnte, bei dann erst sich einstellender Diöcie, kaum noch mit irgend einem Nutzeffekt folgen. Die in einer Mutterzelle entstehenden vier Pollenkörner pflegen aber sämtlich die funktionsfähige Ausbildung zu erlangen und können in Wirkung treten. Von diesem sonst allgemein gültigen Verhalten bieten nur die diöcischen Cyperaceen eine eigentümliche Ausnahme. Bei den Cyperaceen kommt von den vier Anlagen einer Pollenmutterzelle nur eine einzige zur Reife; die anderen drei werden frühzeitig verdrängt[1]).

---

1) Vgl. hierzu N. Wille in Christiania Vidensk. Selsk. Forhandl. 1882, Nr. 16 und ausführlich 1886, Nr. 5, S. 41; meinen Aufsatz: Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen usw., 1884, S. 11; H. O. Juel in den Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 649; meinen Aufsatz in den Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, S. 451.

Da sich die monöcischen Cyperaceen schon so verhalten, dürfte ihren wenigen diöcischen Arten die Einrichtung fertig übermittelt worden sein. Wir müssen nun wohl annehmen, daß bei diesen Diöcisten sich auch eine Scheidung in der Stärke der männlichen Tendenz innerhalb der Pollenmutterzellen im Anschluß an die Reduktionsteilung vollzieht. Ob nun aus den vier zunächst vorhandenen Anlagen in jedem Einzelfall ein stärker oder schwächer disponiertes Pollenkorn funktionsfähig hervorgeht, mag vom Zufall abhängen. Es dürfte unter diesen Umständen nicht ohne Interesse sein, an Orten, wo viel Individuen von *Carex dioica* oder *C. Davalliana* wachsen, festzustellen, wie sich die Verhältniszahl der Geschlechter bei diesen Pflanzen darstellt.

Im Anschluß an das Verhalten der Pollenkörner bei den Cyperaceen wäre darauf hinzuweisen, daß neuerdings auch im Tierreich bei viviparen Aphiden Fälle bekannt wurden, wo ein Teil der aus einer Spermatogonie erzeugten Samenzellen degeneriert. Das schildert W. B. von Baehr[1]) für *Aphis saliceti* und N. M. Stevens[2]) auch noch für andere Blattläuse. Aus den Spermatogonien gehen je zwei Tochterzellen hervor, von denen die eine aber kleiner ist und degeneriert, während die andere, größere, sich teilt, um zwei Samenzellen zu liefern. Bei der Biene, der Hornisse und den Ameisen wird nach Friedrich Meves und Jules Duesberg[3]) die erste Kernteilung in der Spermatogenese zwar eingeleitet aber nicht durchgeführt und nur eine kleine kernlose Cytoplasmaknospe von dem Körper der Spermatogonie abgeschnürt. Der zweite Teilungsschritt beruht bei der Hornisse und den Ameisen auf Kernteilung und Bildung von zwei gleich großen kernhaltigen Zellen, bei der Biene von einer kernhaltigen Knospe, die der Schwesterzelle bedeutend an Größe nachsteht und schließlich abstirbt, so daß bei der Hornisse und den Ameisen zwei Samenzellen, bei der Biene sogar nur eine Samenzelle aus der Spermatogonie hervorgehen. Das sind also Fälle, wo auch im Tierreich nicht wie sonst die vier

1) Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*. Arch. f. Zellforsch., Bd. III, 1909, S. 294.

2) Anmerkung auf S. 5 des Sonderabzugs aus dem Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. in Würzburg, 17. Dez. 1908 mit Th. Boveris Vortrag über Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung.

3) Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907, S. 422 ff. und die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse. Ebenda Bd. 71, 1908, S. 571.

Teilungsprodukte des männlichen Gonotokonten in Funktion treten. Sie scheinen es auch in anderen Fällen nicht zu tun, wo über Dimorphismus von Spermatozoen berichtet wird, worauf ich noch später zurückkomme.

Einem Einwand, der gegen die Annahme erhoben werden kann, daß den Eiern der Angiospermen übereinstimmend weibliche Tendenz zukommt, sei hier gleich begegnet. Wenn aus den Eiern einer hermaphroditen Angiosperme, etwa einer *Eualchimilla*, sich apogam eine neue Pflanze entwickelt, so ist sie nicht weiblich, sondern hermaphrodit. Das beweist aber sicherlich nicht, daß auch normale Eier hermaphrodit sind, vielmehr nur den bei solchen apogamen Pflanzen, bei welchen die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen in die vegetative Sphäre zurückschlagen, damit auch die sexuelle Sonderung wieder rückgängig gemacht wird. Das apogame mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattete Ei unterscheidet sich eben auch darin von einem normalen Ei, daß es nicht weiblich disponiert ist, sondern die hermaphroditen Tendenzen des Sporophyts, der es erzeugte, in sich vereinigt. Aus den Eiern einer diöcischen, angiospermen, apogamen Pflanze, etwa der Urticacee *Elatostema sessile*, gehen demgemäß, dem weiblichen Geschlecht des Individuums entsprechend, das sie trägt, nur Weibchen hervor[1]). So auch pflanzt sich die diöcische apogame *Antennaria alpina*[2]) auf gleichem Wege aus ihren diploiden Eiern nur weiblich fort. Und im Anschluß daran sei daran erinnert, daß nicht minder aus den haploiden Eiern der *Chara crinita*, also durch typische Parthogenese[3]), in welcher die Eier rein ihre sexuelle Tendenz offenbaren müssen, nur weibliche Nachkommen hervorgehen.

Die Versuche über Geschlechtsvererbung bei diöcischen Angiospermen, ganz besonders die, welche wir C. Correns verdanken, legen es nahe, den Pollenkörnern dieser Pflanzen den bestimmenden Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen zuzuschreiben. Weiter wird man geneigt sein, die Sonderungen, welche über die sexuelle

1) Jakob Modilewsky, Zur Samenbildung einiger Urticifloren, Flora, Bd. 98, 1908, S. 439; vgl. auch E. Strasburger, Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910, S. 266 ff.

2) H. O. Juel, Vergl. Unters. über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 33, Nr. 5, 1900, S. 19, 35.

3) E. Strasburger, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift, 1908, S. 39.

Stimmung der Pollenkörner entscheiden, in Verbindung zu bringen mit dem Vorgang, der die Spaltung der Merkmalpaare in den Pollenmutterzellen vollzieht, d. h. mit der Reduktionsteilung. Für diese letztere Annahme sind jetzt direkte Anknüpfungspunkte gewonnen, in dem direkten Nachweis, daß bei diöcischen Moosen tatsächlich die sexuelle Sonderung mit der Reduktionsteilung verknüpft ist[1]). Daß Ähnliches aber auch für diöcische Angiospermen gelte, dafür scheinen solche Fälle zu sprechen, in welchen eine gegebene Art in annähernd gleich viel männlichen und weiblichen Individuen auftritt. Aus solchen Halbierungen, wie sie die Reduktionsteilung mit sich bringt, müßten sich ja derartige Verhältnisse ergeben. Der direkte Nachweis, daß dem wirklich so sei, ist aber noch zu erbringen.

Der nämliche Gedanke nun, der mich vor drei Jahren veranlaßte, nach einem diöcischen Moos zu suchen, dessen Sporen, ihrem Ursprung gemäß, in Tetraden verbunden bleiben und so keimen, bei welchem man daher direkt das Geschlecht der Nachkommen einer Tetrade feststellen kann, ließ mich auch Umschau nach einer diöcischen Angiosperme halten, die zu einem ähnlichen Versuch geeignet wäre. Nur eine einzige Pflanze schien mir Aussicht auf Erfolg zu bieten, nämlich *Helodea*[2]) *canadensis*. Nicht nur ist sie streng diöcisch, und nur an ganz bestimmten Standorten Nordamerikas zwittrig, sondern es kommt ihren Pollentetraden eine verhältnismäßig so bedeutende Größe zu, daß die Hoffnung berechtigt schien, man würde sie einzeln für die Bestäubung verwenden können. Die Trennung der Männchen von den Weibchen konnte bei einer Wasserpflanze zudem keine Schwierigkeit bereiten und damit hier zugleich erreicht werden, daß jede Gefahr einer zufälligen Bestäubung ausgeschlossen sei[3]).

Da kam es denn aber darauf an, in den Besitz lebender männlicher Individuen von *Helodea canadensis* zu gelangen, wo

---

1) E. Strasburger, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. Histol. Beitr., Heft VII, 1909, S. 6.

2) Fast immer unrichtiger Weise *Elodea* geschrieben. Vgl. Paul Ascherson und Paul Graebner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. I, 1896—98, S. 400.

3) Andere Arten der Gattung *Helodea* könnten wohl auch in Betracht kommen, aber noch schwieriger zu beschaffen sein. Vielleicht wäre auch die Gattung *Halophila* geeignet. Diöcische Cyperaceen sind nicht zu brauchen, da nur ein Pollenkorn der Tetrade zur Ausbildung gelangt. Die Juncaceen hätten die gewünschten vier zur Tetrade verbundenen Pollenkörner aufzuweisen, doch müßte man nach den diöcischen Gattungen in den Anden suchen.

doch die Pflanze nur in weiblichen Exemplaren in Europa vertreten ist. Denn es existiert über männliche Pflanzen in Europa nur eine Angabe von D. Douglas aus dem Jahre 1880, der solche in Schottland gefunden haben will[1]). Von den weiblichen Pflanzen heißt es[2]), daß sie zuerst 1836 in einem Teiche zu Warringstown in Irland beobachtet worden seien. Sicher ist, daß sie 1842 sich bereits in Schottland befanden. Ihre Einwanderung auf den europäischen Kontinent begannen sie über Belgien und Holland im Jahre 1860. Sie vermehrten sich in Europa bisher, sofern man von jener Angabe über männliche Pflanzen in Schottland absehen will, nur auf vegetativem Wege.

Ich wandte mich nach Chicago an Charles Joseph Chamberlain mit der Bitte um Zusendung männlicher *Helodea*-Pflanzen. Ich wiederholte weiterhin diese Bitte an Robert B. Wylie in Jova City, der sich eingehend mit *Helodea canadensis* beschäftigt hatte und seine Untersuchungen über diese Pflanze in der Botanical Gazette von 1904 veröffentlichte[3]). Charles Joseph Chamberlain beauftragte auch seinen Schüler Jacob Schramm, mir die in Betracht kommenden Pflanzen zu schicken. Die Sendungen begannen im Sommer 1907 und wurden fortgesetzt, doch ohne das gewünschte Ergebnis. Trotz verschiedenartigster Verpackung kamen die Pflanzen stets tot in Bonn an. Ich richtete nun an Charles Joseph Chamberlain die Bitte, mich mit reifen Samen der Pflanze zu versorgen. Diese wurden von ihm in Wolf Lake, 14 km von Chicago in den ersten Septembertagen 1909 gesammelt und legten den Weg nach Bonn zwischen Sproßstücken frei, auch innerhalb der Früchte, in einem mit Wasser zum Teil angefüllten Glas, außerdem zwischen feuchten Sägespänen zurück. Charles Joseph Chamberlain schrieb gleichzeitig, es sei nicht leicht gewesen, die Samen aufzufinden und zu sammeln. Ob *Helodea* die Hoffnungen, die ich auf sie setzte, erfüllen würde, fügte er hinzu, sei nicht sicher, da meist nur ein oder zwei Samen in einer Frucht vorhanden seien, selten vier. — Der Zufall fügte es, daß gleichzeitig mit dem Samen, auch eine Sendung männlicher Pflanzen in

---

1) Science Gossip, Vol. XVI, p. 227; vgl. F. E. Weiß in Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society, Vol. 53, Part. II, 1909, No. 11, p. 6.

2) R. Caspary, Die Hydrillen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. I, 1858, S. 436 ff. und P. Ascherson und P. Graebner, a. a. O., S. 402.

3) The Morphology of *Elodea canadensis*, Vol. XXXVII, p. 1.

Bonn anlangte, an denen einige Gipfeltriebe nicht ganz tot zu sein schienen. Diese wurden in ein Aquarium gesetzt, zugleich die Aussaat der Samen vorgenommen. Zu meiner Freude wuchsen die Gipfeltriebe weiter; von etwa 30 Samen keimten sechs. Beide Kulturen überstanden den Winter, entwickelten sich überaus kräftig im Laufe dieses Frühjahrs, verzweigten sich sehr stark, und lieferten Anfang Juni die ersten Blüten. Die Kultur aus den gesteckten Gipfelsprossen ergab, wie zu erwarten stand, rein männliche Pflanzen. Aus den Samen gingen sowohl männliche wie weibliche Individuen auf. So war denn nach fast dreijährigen Bemühungen dieser erste Erfolg erreicht. Meinen amerikanischen Kollegen, vor allem Charles Joseph Chamberlain, bin ich für ihre Hilfe zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Die Kulturen setzte ich in Aquarien, die in einem Glashaus aufgestellt waren, und in gemauerten Behältern im Freien fort. Ein solcher Behälter im Freien enthielt auch die weibliche *Helodea canadensis* in Exemplaren, die von jenen Einwanderern abstammten, die vor 70 Jahren nach Europa gelangten, und seitdem ungeschlechtlich sich fortgepflanzt haben.

Die weiblichen Blüten, besonders an den seit altersher hier existierenden Exemplaren, ließen zunächst etwas auf sich warten, dann stellten sie sich aber massenhaft ein. Mitte Juni waren die Versuche im vollen Gang, im Freien wie in den Aquarien. Viele Hunderte von Blüten wurden bestäubt von mir und von dem Techniker am botanischen Institut, Hubert Sieben. Die Bestäubung wurde ganz ausnahmslos mit nur einer Tetrade ausgeführt, eine Operation, die sich als durchaus nicht schwierig herausstellte. Die Tetraden werden von vier Pollenkörnern gebildet, die im Durchschnitt 0,14 mm lang und 0,1 mm breit sind. Die vier Körner sind in der Tetrade aufrecht stehend zu denken. Die ganze Tetrade mißt übers Kreuz etwa 0,2 mm, in der Diagonale etwa 0,227 mm. Man sieht also die Tetraden ganz gut mit dem bloßen Auge und es gelingt leicht, sie mit Hilfe eines Roßhaars, das in einem Nadelhalter befestigt ist, von der Wasseroberfläche, auf der sie schwimmen, abzufischen, und auf die Narben einer weiblichen Blüte zu übertragen. Gelegentlich habe ich auch die Spitze einer feinen Pinzette zu dieser Manipulation benutzt. Da Robert B. Wylie [1]) angibt, daß meist nur ein Pollenkorn der Tetrade keime,

1) A. a. O., S. 14.

wohl auch zwei Pollenkörner Schläuche treiben, niemals aber alle vier, so bemühten wir uns, die Tetrade so auf der weiblichen Blüte anzubringen, daß die Keimung aller vier Pollenkörner durch ihre Lage begünstigt werde. Wir setzten sie genau in die Mitte zwischen die drei Narben ein, aufrecht, damit alle vier Körner mit den Narbenpapillen in Berührung kommen. Jede Blüte wurde mehrmals mit der Lupe kontrolliert, um ganz auszuschließen, daß sie etwa durch irgend ein Versehen mehr als ein Pollenkorn erhalten habe.

Daß die Blüten bei solcher Bestäubung ansetzen können, ließ sich alsbald feststellen. Die Anschwellung der Fruchtknoten war schon nach 14 Tagen deutlich zu erkennen.

An sonnigen Tagen pflegten die meisten männlichen Blüten zwischen 9 und 10 Uhr morgens an die Oberfläche des Wassers zu gelangen. Robert B. Wylie hat den Vorgang eingehend geschildert[1]). In der reifen Blütenknospe sammelt sich Gas an und drängt die Kelchblätter auseinander. Dann öffnen sich auch schon die Antheren. Durch die Gasblase wird die Blütenknospe spezifisch leichter als das Wasser und reißt schließlich von ihrer Ansatzstelle ab. Die Knospe steigt dann rasch zur Wasseroberfläche empor und öffnet sich explosionsartig, sobald sie diese erreicht. Die Kelchblätter klappen nach abwärts um und auf ihnen schwimmt nun die aufwärts stehende Blüte. Die Tetraden werden beim Öffnen der Blüte in ihrem Umkreis verstreut. Als kleine weiße Körnchen umgeben sie die Blüte. Zwischen den Stacheln der Exine haftet Luft und verhindert die Benetzung der Tetrade. Durch den geringsten Luftzug wird die Blüte in Bewegung gesetzt, sie segelt in der Windrichtung fort, und ihr folgt die Schar ihrer Tetraden. Die langgestielte weibliche Blüte taucht aus dem Wasser hervor; die abwärts gekrümmten Narben breiten sich über dem Wasserspiegel aus. Unter normalen Verhältnissen kommen die schwimmenden Tetraden unschwer mit den Narbenpapillen in Berührung.

Um die Frage, die ich mir stellte, zu beantworten, müßte mir eine größere Zahl von Früchten je vier Samen liefern. Es gälte weiter aus solchen Samen vier Keimpflanzen zu erziehen und sie zum Blühen zu bringen. Früchte mit drei Samen hätten auch noch Wert, da sie der theoretischen Voraussetzung nach zwei Pflanzen des einen und eine Pflanze des anderen Geschlechts zu liefern hätten, nie aber drei Pflanzen desselben Geschlechts. Ich

---

1) A. a. O., S. 11 ff.

habe festgestellt, daß die amerikanischen Weibchen bis sechs Samenanlagen in den Fruchtknoten ihrer Blüten bergen, sie könnten somit die verlangten vier Samen, nach Befruchtung durch alle vier Pollenkörner einer Tetrade liefern. Ihrem Aussehen nach unterscheiden sich die vier Pollenkörner einer Tetrade nicht voneinander und auch das mikroskopische Bild ihrer Querschnitte läßt sie als gleichwertig erscheinen. Also könnten sie wohl alle vier in Tätigkeit treten. Ist es doch Ch. Naudin [1]) seinerzeit gelungen, bei *Mirabilis Jalapa* und *longifolia*, Befruchtung mit drei und zwei Pollenkörnern, ja selbst mit einem Pollenkorn zu bewirken. Er wählte stets, wie er angibt, die schönsten Pollenkörner für die Versuche aus. Da die genannten *Mirabilis*-Arten durch die Größe ihrer Pollenkörner ausgezeichnet sind, so ließen sich diese Versuche mit ihnen unschwer ausführen. Allein trotz Auswahl bester Körner war es doch nur der geringste Teil der bestäubten Fruchtknoten, welcher ansetzte und keimfähige Samen lieferte. Lag das daran, daß die Pollenkörner, ungeachtet ihres so guten Aussehens, nicht übereinstimmend zu funktionieren vermochten, oder waren andere Hindernisse im Spiel? C. Correns [2]) kam bei der Wiederholung der Ch. Naudinschen Versuche an denselben *Mirabilis*-Arten zu dem Ergebnis, daß nur ein Teil ihrer Pollenkörner brauchbar sei. Bei *Mirabilis Jalapa* kommen, nach C. Correns, auf ein taugliches Pollenkorn vier, bei *M. longifolia* etwa drei untaugliche Pollenkörner. Ich will hoffen, daß dem bei *Helodea canadensis* anders sei.

Für die alten europäischen Weibchen der *Helodea canadensis*, die bei uns in Kultur stehen, liegen leider die Zahlenverhältnisse für die Samenanlagen weniger günstig, denn ich fand ihrer meist nur zwei bis drei in dem Fruchtknoten vor. Ihre Funktionsfähigkeit hatten diese Blüten nicht eingebüßt, ungeachtet den sie tragenden Pflanzen die Befruchtung seit 70 Jahren vorenthalten worden war, doch zeigte sich diese Fähigkeit wesentlich geschwächt.

Über den Ausfall meiner Versuche hoffe ich übers Jahr berichten zu können. Werden sie überhaupt ein entscheidendes Ergebnis liefern, und wenn solches der Fall, dieses eine Bestätigung

---

1) Fécondation par un et deux grains de Pollen. Nouvelles recherches sur l'Hybridité dans les végétaux. Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle, Paris, Bd. I, 1865, p. 35.

2) Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1900, S. 422.

meiner theoretischen Voraussetzungen, oder werden sie eine Überraschung bringen? Bemerkt sei im voraus, daß, selbst wenn der Ausfall ein solcher sein sollte, daß man aus ihm auf zwei männliche und zwei weibliche Samen in einer durch Einwirkung der vollen Tetrade erzeugten Frucht zu schließen hätte, damit nicht ausgemacht sein würde, ob die Pollenkörner der Tetrade sich nur in der Stärke der männlichen Tendenz unterschieden, oder ob je zwei von ihnen männlich, je zwei weiblich gestimmt waren. Ich müßte, auf Grund meiner Ansichten und Erfahrungen, dann für die erste Alternative eintreten. Unter allen Umständen hätten wir aber aus dem Nachweis von zwei männlichen und zwei weiblichen Samen in jeder Frucht zu schließen, daß es tatsächlich die Pollenkörner allein waren, die über das Geschlecht bestimmten.

Die Zahl der Früchte, die wir ernten werden, dürfte gegen die Zahl der vorgenommenen Bestäubungen sehr bedeutend zurückstehen, bei der großen Zahl vorgenommener Bestäubungen immerhin ansehnlich sein. Einige noch unreife Früchte, die ich opferte, um die Zahl der Samen zu zählen, die sie enthielten, haben mich nicht besonders erfreut, da keine von ihnen mehr als zwei Samen enthielt. Die größten Fruchtanlagen mußte ich natürlich schonen. Immerhin darf ich meine Hoffnung auf den Ausfall dieses Versuchs nicht zu hoch stimmen. Das bestimmt mich auch, jetzt schon über ihn zu berichten. Vielleicht rege ich damit zu ähnlichen Versuchen bei anderen Pflanzen an und gelingt es schließlich doch, die Schwierigkeiten, die einem Erfolg hier entgegenwirken, zu überwinden.

Einiges Interesse dürfte bereits an sich schon die Tatsache bieten, daß nunmehr auch männliche Pflanzen von *Helodea canadensis* sich in einem botanischen Garten Europas in Kultur befinden und daß die alten weiblichen Pflanzen, die seit 70 Jahren in Europa weilen, trotz so lange fortgesetzter Fortpflanzung auf ausschließlich vegetativem Wege, ihre Fähigkeit, befruchtet zu werden, nicht ganz eingebüßt haben.

Während ich mich um männliche Pflanzen von *Helodea* bemühte, nahm ich 1909 auch meine alten Bestäubungsversuche mit *Melandryum* wieder auf. Ich schränkte mich diesmal auf *Melandryum rubrum* ein und befolgte bei den Versuchen ein besonderes Verfahren. Von dem Gesichtspunkte ausgehend, daß in einem noch ungeöffneten Antherenfache die Pollenkörner sich in derjenigen

Lage befinden, die ihnen durch ihren Ursprung gegeben wurde, beschloß ich nämlich, die Bestäubung mit Querschnitten aus solchen noch geschlossenen Fächern auszuführen. Ich konnte dann annehmen, daß auf die Narbe fast genau ebensoviel Pollenkörner der einen wie der anderen Stimmungsart gelangen müßten, falls in jeder Pollenmutterzelle eine Halbierung der sexuellen Tendenz vorgenommen wird. Noch geschlossene, doch völlig reife Antheren aus im Öffnen begriffenen Blütenknospen, wurden unter dem Simplex mit einem scharfen Skalpell in ihre beiden Hälften gesondert. Dasselbe Skalpell diente hierauf dazu, um die Antherenhälften in dünne Querscheiben zu zerlegen. Jede Querscheibe gelangte gleich nach ihrer Herstellung auf eine Blütennarbe. Vor Ausführung eines neuen Schnittes wurde das Skalpell sorgfältig gereinigt. Die zum Versuche benutzten weiblichen Pflanzen befanden sich in Töpfen. Zu ihrer Isolierung diente ein geschlossenes Gewächshaus.

Die einzelnen Antherenscheiben setzte ich zwischen die Narben einer frisch geöffneten weiblichen Blüte ein. Hierauf streifte ich, zwischen Daumen und Zeigefinger die Blumenröhre fassend, die Petala in die Höhe, so daß die Narben gegeneinander gedrängt wurden und eng den Antherenquerschnitt umschlossen. Dann führte ich eine drehende Bewegung der Blumenblätter und damit auch der Narben aus, um die Pollenkörner gleichmäßig über die Narbenflächen zu verteilen. Jede der bestäubten Blüten erhielt eine entsprechende Bezeichnung. Diese Blüten setzten ausnahmslos an. Hingegen nicht eine einzige der unbestäubt gebliebenen. In letzteren schwoll hin und wieder wohl der Fruchtknoten etwas an, doch nur parthenokarpisch, um weiterhin abzufallen. Jede Frucht wurde isoliert geerntet, ihre Samen gezählt und in einer mit besonderer Nummer versehenen Kapsel aufbewahrt. Mitte Juli erfolgte die Aussaat der Samen in getrennten Schalen. Die Keimpflänzchen wurden hierauf in Kästen pikiert, wo sie Rosetten bildeten und in solchem Zustand überwinterten. Im Frühjahr 1910 erfolgte die Versetzung ins Freiland, und von Ende Mai bis Anfang Juli die Zählung der Individuen, entsprechend ihrem Geschlecht.

Wiederholt vorgenommene Bestimmungen hatten mich gelehrt, daß die Zahl der Pollenkörner in einer Antherenhälfte von *Melandryum rubrum* zwischen 1200 und 1400 schwankt, und daß in den Querschnitten, mit denen ich die Bestäubung vornahm, 150 bis 200 Pollenkörner sich befanden. Die Fruchtknoten führen gegen 300 Samenanlagen, so daß jedes der den Narben aufgetragenen Pollen-

körner bei Annahme denkbar günstigster Umstände, seine Funktion erfüllen konnte.

Die Zahl der geernteten Früchte war zu groß, als daß sie alle Verwendung hätten finden können. Die besonders schwach entwickelten, zu wenig oder teilweise verschrumpften Samen führenden, wurden ausgeschaltet. Die Samen von 24 Früchten gelangten zur Aussaat. Wir beseitigten dann noch 9 Nummern, die im Verhältnis zu der Zahl der Samen die wenigsten Keimpflanzen geliefert hatten. Es verblieben schließlich 15 Nummern, an welchen die Geschlechtsbestimmung vorgenommen wurde. Den Bericht über diese 15 Nummern stattet die anschließende Tabelle ab.

Laufende Nummer	Zahl der ausgesäeten Samen	Zahl der Keimpflanzen	Zahl der geernteten Pflanzen	Männlich	Weiblich
XIII	140	106	97	49	48
XV	112	94	91	22	69
XXVIII	85	68	60	13	47
XLII	98	76	63	24	39
XLV	56	56	55	18	37
XLIX	78	61	58	20	38
LV	109	88	84	29	55
LXV	129	87	73	33	40
LXX	87	64	64	28	36
LXXV	89	55	53	13	40
LXXXV	71	54	49	19	30
XCVII	61	59	55	21	34
C	109	74	67	26	41
CII	133	101	91	38	53
CXXI	118	81	75	23	52
	1475	1124	1035	376	659

Eine besonders stattliche Frucht, die zum Vergleich dem Freiland entnommen wurde und spontaner Bestäubung entstammte, lieferte aus ihren 241 [1]), dem Anschein nach übereinstimmend gut entwickelten Samen, 184 Pflanzen, davon 77 männlich und 107 weiblich.

Das Ergebnis dieser Versuchsreihe, von der theoretisch ebensoviel Männchen als Weibchen erwartet wurden, ist also 100 Männchen

1) Diese Zahl kann als verhältnismäßig hoch gelten. Der Inhalt von 6 anderen kräftigen Früchten, der zum Vergleich gewählt wurde, betrug 218, 224, 169, 141, 245 und 193 Samen.

auf 175 Weibchen. Wie man sich nun auch die Verluste an Pollen, der seine Funktion annähernd nur zur Hälfte erfüllte, an ungekeimten Samen, an zugrunde gegangenen Keimlingen, zurechtlegen mag, es bleibt die Tatsache bestehen, daß der Ausschlag so gut wie immer zugunsten des weiblichen Geschlechts erfolgte. Wenn die Aussichten ursprünglich gleich gewesen wären, so hätte bei der sorgsamen Art, wie wir den Versuch durchführten, der Ausfall zwischen den beiden Geschlechtern, einmal zum Vorteile des einen, dann wieder des anderen, schwanken müssen. Daß die Bevorzugung des weiblichen Geschlechts stets nur durch Zufälle bewirkt worden wäre, könnte man doch nur mit Widerstreben annehmen, da sich dieselbe Erscheinung zu oft und zu übereinstimmend in den Versuchen wiederholte. Zudem hatte mir[1]) schon vor 10 Jahren die Zählung von 10662 spontanen Individuen von *Melandryum album* in der Bonner Umgegend auf 100 Männchen 128,16 Weibchen, also ebenfalls einen wesentlichen Überschuß an Weibchen ergeben, wenn auch nicht so bedeutend, wie in dem jetzigen Versuch. Einen, dem der Bonner Gegend annähernd entsprechenden Überschuß an Weibchen konnte auch George Harrison Shull in seinen Kulturen von „*Lychnis dioica*" auf der „Station for experimental evolution" in Cold Spring Harbor, Long Island feststellen: 4831 Männchen zu 6366 Weibchen, d. h. auf 100 Männchen 124 Weibchen. Also dürfte es eine vom Zufall unabhängige Ursache sein, welche diesen stets wiederkehrenden Überschuß an Weibchen bei den beiden diöcischen Melandrien (*Lychnis dioica*) veranlaßt. Zu erinnern wäre daran, daß seinerzeit von Fr. Heyer[3]) im großen Maßstab ausgeführte Zählungen auch für den Hanf ein merkliches Vorherrschen der Weibchen über die Männchen erwiesen hatten. Mehr denn 40000 Hanfpflanzen wurden auf ihr Geschlecht geprüft und das ergab 100 Männchen zu 114,93 Weibchen. Fr. Haberlandt[4]) waren in Österreich beim Hanf auf 100 Männchen 120,4 Weibchen begegnet und C. Fisch[5]) stellte

1) Versuche mit diöcischen Pflanzen mit Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900, S. 728.

2) Inheritance of Sex in Lychnis. Bot. Gazette, Vol. 49, 1910, p. 122.

3) Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen usw. Ber. aus dem physiol. Labor. und der Versuchsanst. d. landw. Inst. der Univ. Halle, herausgeg. von Julius Kühn, Bd. I, 1884, Heft V, S. 141.

4) Wiener landwirt. Ztg., 1869, Nr. 3 und Fühlings landwirt. Ztg., 1877, S. 881.

5) Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter beim Hanf. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1887, S. 136.

sogar für eine Thüringer Hanfsorte bei einer Zählung von 66000 Exemplaren auf 100 Männchen 154,24 Weibchen fest. Um mir diesen letzten extremen Überschuß an Weibchen erklären zu können, erörterte ich bei einer früheren Veranlassung[1]) die Möglichkeit, daß er durch Auftreten männlicher bezw. hermaphroditer Blüten an einzelnen Weibchen bedingt worden sei. Der Pollen solcher Blüten hätte, zur Wirkung gelangend, ähnlich wie dies bei *Mercurialis annua* der Fall ist, nur lauter Weibchen den Ursprung gegeben und so deren Zahl ungebührlich vermehren können. Für *Melandryum rubrum* kann die Mitwirkung an Weibchen erzeugter männlicher oder hermaphroditer Blüten als Steigerungsmittel der Weibchenzahl, wie wir weiter sehen werden, nicht in Betracht kommen. Ist aber bei *Melandryum rubrum* ein so starker Ausschlag nach der weiblichen Richtung, wie der von uns festgestellte, ohne Mitwirkung von an Weibchen erzeugten Pollen möglich, so fragt es sich, ob man diese Hilfe zur Erklärung des Verhaltens der Thüringer Hanfsorte heranzuziehen braucht, ob es sich nicht vielmehr auch bei letzterer um eine festgelegte, mit ihrer Diöcie irgendwie zusammenhängende Einrichtung handelt. Was speziell noch meine diöcischen Melandrien anbetrifft, die mir früher auf 100 Männchen 128 Weibchen, diesmal aber auf ebensoviel Männchen 175 Weibchen ergaben, so wäre zu betonen, daß es sich bei meinen früheren Zählungen um *Melandryum album*, diesmal um *Melandryum rubrum*[2]) handelte. Für den Begriff „*Lychnis dioica*", mit dem andere experimentierten, kommen beide Arten in Betracht.

Daß bei sonstigen diöcischen Angiospermen, auch andern Hanfsorten als den schon angeführten, das Geschlecht in noch anderem Zahlenverhältnis vererbt wird, steht bereits fest. Aus Fr. Heyers[3]) Zählungen bei *Mercurialis annua*, die sich über 21000 Individuen erstreckten, folgt sogar, daß es angiosperme Diöcisten gibt, die mehr Männchen als Weibchen erzeugen, so die genannte *Mercurialis* 106 Männchen auf 100 Weibchen[4]). Fast könnte man denken, daß es sich bei den mir vorliegenden Melandrien der Bonner Gegend, die einen bedeutenden Überschuß von Weibchen ergaben, und so

---

1) Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., S. 40.

2) *Melandryum rubrum* Garcke = *M. silvestre* Roehling.

3) Untersuchungen über das Verhalten des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen usw., a. a. O., S. 18. 19.

4) Die Zählung bezog sich genau auf 21000 Exemplare und lieferte 10799 Männchen und 10201 Weibchen, somit 105,86 Männchen auf 100 Weibchen.

auch bei jenen, die G. H. Shull in Cold Spring Harbor, Long Island zählte, um an Weibchen besonders reiche Rassen handelte, und das umsomehr, als zwei alte Mitteilungen von Ch. Giron de Buzareingues, in den Annales des Sciences naturelles, aus den Jahren 1831 und 1833[1]) existieren, in welchen er das eine Mal über eine höhere Zahl von Männchen, das andere Mal über annähernd gleiche Zahlen von Männchen und Weibchen bei „*Lychnis dioica*" berichtet[2]). Ch. Giron de Buzareingues glaubte gefundeu zu haben, daß die Weibchen diöcischer Angiospermen aus den an ihrem Gipfel, ja, auch aus den im oberen Teile ihrer Früchte erzeugten Samen, mehr Weibchen als Männchen produzieren. Ebenso sollten die Nachkommen kräftigerer Stöcke von *Lychnis dioica* Weibchen in größerer Zahl aufweisen[3]). Die Beobachtungszahlen, mit denen Ch. Giron de Buzareingues rechnete, waren nicht hoch genug, um derartige Schlüsse zu rechtfertigen. Wie bedeutend solche Zahlen sein müssen, damit alles Zufällige aus dem Ergebnis, das sich auf sie stützt, beseitigt sei, haben Fr. Heyers[4]) Erfahrungen dann sattsam gelehrt. Das, was uns interessieren dürfte, ist aber, daß Ch. Giron de Buzareingues aus seinen Aussaaten das eine Mal 255 Männchen auf 257 Weibchen, das andre Mal 374 Männchen auf 265 Weibchen[5]), ein drittes Mal 1072 Männchen auf 1088 Weibchen erntete[6]). So günstige Verhältnisse für Weibchen lagen weder in meinen und G. Shulls im großen ausgeführten Zählungen vor, noch in den Kulturen, die ich aus den Samen von Einzelfrüchten in diesem Jahr erzielte. Fr. Heyer[7]) hatte übrigens auch bei Halle aus seiner ersten Aussaat von „*Lychnis dioica*" 304 Männchen und 326 Weibchen erhalten, also die beiden Geschlechter in einem Verhältnis, das jenem, über welches Ch. Giron de Buzareingues berichtet[8]), ziemlich nahe kommt; doch eine zweite Aussaat

1) Expériences sur la génération des plantes. Annales des sciences naturelles, t. XXIV, 1831, p. (138) und t. XXX, 1833, p. (398).

2) 1831, p. (145), 1833, p. (409).

3) In denselben Arbeiten (1831, p. [142]; 1833, p. [406] u. [408]) wird auch für den Hanf und *Lychnis dioica* Parthenogenesis behauptet, für den Hanf außerdem in einem anderen Aufsatz aus dem Jahr 1831, Mémoire sur le rapport des Sexes dans le règne végétal. Ann. des sc. nat., t. XXIV, 1831, p. (172).

4) A. a. O., S. 17.

5) Angaben aus dem Jahre 1831.

6) Angabe aus dem Jahre 1833.

7) A. a. O., S. 142.

8) Besonders der ersten seiner Angaben aus dem Jahre 1831.

lieferte Fr. Heyer 757 Männchen und 1020 Weibchen, also 100 Männchen zu 134,7 Weibchen, entsprechend meinen Zählungen an *Melandryum album* aus den Jahren 1880 bis 1900, und den Feststellungen an „*Lychnis dioica*“ von G. H. Shull. Das Ergebnis der ersten Fr. Heyerschen Zählung hatte augenscheinlich der Zufall beeinflußt[1]).

Eine Tatsache ergibt sich mit voller Sicherheit aus meinem Versuch, nämlich die, daß in allen Höhen eines Antherenfaches von *Melandryum rubrum* Pollenkörner vertreten sind, die nach ihrer Vereinigung mit den Eiern sowohl männliche als auch weibliche Nachkommen liefern können. Jeder der für die Bestäubung benutzten Antherenquerschnitte umschloß Pollenkörner in einer ihrem Ursprung entsprechenden Lage, trotzdem wurden männliche und weibliche Nachkommen nicht in gleicher Zahl erzeugt, die Weibchen herrschten bedeutend vor.

Das weiß ich mir nicht anders zu erklären, als indem ich annehme, daß bei der in Betracht kommenden Spezies, beziehungsweise ihrer für meine Versuche benutzten Rasse, die männlichen Tendenz der Pollenkörner, als Ganzes genommen, eine Schwächung erfahren hat. Die männliche Potenz der Pollenkörner unterliegt der weiblichen Potenz der Eier in mehr als der Hälfte aller Fälle. Man müßte sich etwa vorstellen, daß es Pollenmutterzellen gibt, deren sämtlichen vier Pollenkörner, bei Ausübung ihrer Funktion, gegen die weibliche Potenz der Eier nicht aufzukommen vermögen. Für die tatsächliche Möglichkeit von Abstufung in der Stärke der sexuellen Potenzen werde ich aber weiterhin Belege zu bringen suchen.

Die solcherweise für das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei *Melandryum rubrum* gewonnenen Ergebnisse veranlaßten mich zur Wiederaufnahme der Beobachtungen, die dahin zielten, nach mikroskopisch wahrnehmbaren Ursachen für die Geschlechtstrennung bei Diöcisten zu suchen. In meiner Arbeit über den Zeitpunkt der

---

1) Angaben über Geschlechtszahlen im Tierreich aus letzter Zeit findet man bei M. Nußbaum: Zur Feststellung der Geschlechtszahlen bei den Rachenbremsen, Niederrh. Ges., Naturw. Abt., 1909, II. Hälfte, A., S. 29. Hingewiesen sei besonders auch auf die Veröffentlichungen von Walter Haepe in den Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Vol. XIV, t. II, 1907, p. 121 u. 201; den Philos. Transactions of the Roy. Soc., Ser. B, Vol. 200, p. 271 und den Proceedings of the Roy. Soc., Ser. B, Vol. 81, 1909, p. 32.

Bestimmung des Geschlechts[1]) deutete ich an, daß meine Bemühungen, solche Anknüpfungspunkte ausfindig zu machen, bis dahin erfolglos geblieben waren. Leider hat sich diese Lage auch bei der weiteren Untersuchung nicht geändert. Über die Faktoren, die das Geschlecht bestimmen, weiß ich somit auch in diesem Augenblick nichts Positives, sich aus der unmittelbaren Wahrnehmung direkt Ergebendes anzuführen. Andererseits liegt mir aber doch eine Summe von Beobachtungen vor, die zum mindesten das, was während der sexuellen Sonderungen in pflanzlichen Gonotokonten nicht stattfindet, beleuchten, und denen daher eine bestimmte Bedeutung bei Beurteilung des ganzen Problems zukommt.

In meiner zuvor zitierten Arbeit gab ich an, daß mir weder die Sporenmutterzellen von *Sphaerocarpus* und *Marchantia*, noch die Pollenmutterzellen von *Melandryum rubrum*, *Bryonia dioica*, *Cannabis sativa*, *Mercurialis annua*, *Spinacia oleracea*, einer *Dioscorea*-Art und *Ginkgo biloba* Erscheinungen während ihrer Teilung dargeboten hätten, an die ich eine Geschlechtssonderung, beziehungsweise die Sonderung verschieden starker sexueller Tendenzen, hätte anknüpfen können. Im Aprilheft der Annals of Botany von 1909 folgte bald darauf eine kurze Notiz von M. G. Sykes[2]), die bei *Hydrocharis morsus ranae*, *Bryonia dioica*, *Lychnis dioica*, *Mercurialis perennis*, *Sagittaria montevidensis* und *Cucurbita Pepo* die Kerne der männlichen und der weiblichen Pflanzen dem Anschein nach übereinstimmend fand, sowohl in Hinblick auf die Zahl als auch den Charakter ihrer Chromosomen.

Ich berichte hier zunächst über *Melandryum rubrum*, und knüpfe mit anderen diöcischen Pflanzen weiter an. Die Fixierung für diese Untersuchungen wurde so sorgfältig wie nur möglich vorgenommen und die verschiedensten Färbungsarten durchprobiert, um etwaigen Sonderungen auch auf solchem Wege auf die Spur zu kommen. Die Figuren 1 bis 5 (Taf. IX) führen die Reduktionsteilung in der Pollenmutterzelle vor. Sowohl in der Seitenansicht, wie in der Polansicht der Kernplatte fällt eine Erscheinung auf, die Jene, denen die von den Insekten her bekannten Bilder vorschweben, auf den Gedanken bringen könnten, sie hätten das längst gesuchte geschlechtsbestimmende „Heterochromosom" auch bei einer diöcischen Pflanze gefunden. Tatsächlich führt die Reduktionskernplatte von

1) Histol. Beitr., Heft VII, 1909, S. 20.

2) Note on the Nuclei of some unisexual Plants, a. a. O., Vol. XXIII, p. 341.

Melandyrum rubrum (Fig. 1, 2) einen Geminus, der sich durch fast doppelte Größe vor den 11 anderen Gemini[1]) auszeichnet. Allen Reagentien gegenüber verhält sich dieser eine größere Geminus genau so wie die 11 anderen kleineren Gemini. Es ist nicht zu bezweifeln, daß er von einem Chromosomenpaar wie die anderen Gemini, nur von einem längeren, gebildet wird. Das lehren auch die Prophasen der Reduktionsteilung, die nichts von einer sonstigen Verschiedenheit bei ihm verraten. Auch findet die Trennung der beiden Chromosomen, die den größeren Geminus bilden, mit beginnender Anaphase, genau so statt wie das Auseinanderweichen der kleineren (Fig. 3, 4). In einem Worte, wir haben dasselbe Bild vor Augen, wie bei anderen Pflanzen, deren Reduktionskernplatte von ungleich großen Gemini gebildet wird, so daß als Besonderheit für *Melandryum rubrum* nur verbleibt, daß es ein Geminus ist, der in seiner Größe von den anderen abweicht. Man findet je ein größeres Chromosom in späteren Anaphasen, auch in der Nähe der Spindelpole wieder, sowohl in der Seitenansicht (Fig. 5) als auch in der Polansicht (Fig. 6) der Anlagen. Die Erscheinung kehrt wieder in den homöotypischen Kernplatten des zweiten Teilungsschrittes (Fig. 7).

Vergeblich mühte ich mich ab, zu finden, ob bei den eben geschilderten Teilungsvorgängen in den Pollenmutterzellen von *Melandryum rubrum* sich etwas vollziehe, woraus man auf eine ungleiche Verteilung irgend welcher sichtbar zu machenden Substanzen, auf die Teilungsprodukte schließen könnte. Dieser Nachweis gelang mir nicht. Weder in dem Stadium Fig. 8 (Taf. IX), das die vier Enkelkerne — von denen drei sichtbar sind — tetraedrisch angeordnet in der Pollenmutterzelle, kurz vor Anlage der trennenden Scheidewände zeigt, noch in der jungen Tetrade (Fig. 9). Ich habe eine überaus große Zahl derartiger oben erzeugter Tetraden darauf durchmustert, ob sie konstante Verschiedenheiten in ihrer Färbung durch die Reagentien, der Menge ihres Cytoplasma, ihrer Kerngröße, oder der Größe ihrer Nukleolen zeigen, fand aber nichts dergleichen.

Ein wahrnehmbarer Unterschied in dem Verhalten der Teilungsprodukte trat mir erst nach vollzogener Teilung des Pollenkorns in die generative und die vegetative Zelle entgegen (Fig. 10). Der Kern der vegetativen Zelle ist stets umfangreicher und mit einem

---

1) Durch ein bedauerliches Versehen steht statt 12 die Zahl 8 in meiner früheren Mitteilung a. a. O., S. 34. Bei M. G. Sykes, a. a. O., S. 341 ist bie Zahl 12 richtig angegeben.

weit größeren Kernkörperchen versehen. Veranlaßt ist diese Verschiedenheit nicht durch den Teilungsvorgang des primären Pollenkerns, der in durchaus typischer Weise erfolgt und völlig gleiche Produkte liefert, sondern durch das Reifen der beiden Tochterkerne unter verschiedenen Bedingungen. Das geht aus meinen kürzlich wieder von jener Pollenteilung gegebenen Schilderungen hervor[1]). Der primäre Kern rückt in peripherische Lage im Pollenkorn, um sich zu teilen, und seinem generativen Tochterkern wird als Cytoplasma im wesentlichen nur die Hälfte des Phragmoplasten zugeteilt. Dadurch erfährt das Wachstum dieses Kerns und die Größe seines Kernkörperchens eine entsprechende Einschränkung. Das generative Kernkörperchen anders als das vegetative zu färben gelang trotzdem nicht. Da die Größe des generativen Kernkörperchens einige Schwankungen zeigte, so habe ich auf dieses Verhalten mein Augenmerk gerichtet und zahlreiche Bilder davon aufgenommen. Zwei extreme Fälle mögen hier in den Fig. 11 und 12 vorgeführt werden. Ich konnte mich fragen, ob die sexuelle Tendenz der dem generativen Kern entstammenden beiden Spermakerne nicht in Beziehung stehe zu der Menge der ihnen zugeteilten Nukleolarsubstanz. Das läßt sich aber nicht annehmen, da der Vergleich alsbald lehrte, daß ähnliche Schwankungen der Nukleolargröße auch den generativen Kernen hermaphroditer Angiospermen zukommt. Die geringere Größe des Nukleolus im generativen Kerne des Pollenkorns ist, wie gleich hinzugefügt sei, eine allgemeine Erscheinung bei Angiospermen, über die, neben anderen Beobachtungen, zwei Arbeiten aus hiesigem Institut demnächst berichten werden. Um über den Inhalt fertiger, zum Aufspringen bereiter Antheren, ebensolcher wie sie in Querschnitten zu den Bestäubungsversuchen gedient hatten, mich zu orientieren, untersuchte ich sie im fixierten Zustande an tingierten Mikrotomschnitten. Es galt mir festzustellen, ob die ausgereiften Pollenkörner von *Melandryum rubrum* einander völlig gleichen, oder ob sie erkennbare Unterschiede zeigen. Die ursprüngliche Anordnung der Pollenkörner, wie sie aus ihrer Entstehung sich ergibt, mußte in den Mikrotomschnitten unverändert vorliegen. Vielfach konnte aus den Gruppierungen der Körner sogar der Schluß ihrer gemeinsamen Entstehung aus einer Mutterzelle gezogen werden. In jeder Antherenhälfte war ein schwankender Prozentsatz geschrumpfter, sicher unbrauchbarer Pollenkörner ver-

---

1) Chromosomenzahlen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 523 ff.

treten. Doch auch die normalen Pollenkörner zeigten gewisse Unterschiede in ihrer Größe. Im allgemeinen stimmten die vier zusammengehörigen Pollenkörner in dieser Beziehung überein (Fig. 13, Taf. IX); es konnten aber auch zwei von ihnen etwas größer, zwei etwas kleiner sein (Fig. 14, 15). Seltener kam es vor, daß nur ein Korn der Tetrade in seinem Volumen von den anderen abwich, oder wo die Größenunterschiede für alle vier Körner auffielen. Das Überwiegen der Gesamtzahl größerer Körner war oft ein solches, daß es sehr wohl mit der Vorherrschaft der Weibchen bei dieser Spezies sich in Verbindung hätte bringen lassen. Daß größere Pollenkörner im Vorteil gegen kleinere sein könnten, war denkbar. Ihr Schlauch mochte kräftiger wachsen und rascher die Eier erreichen. Die mit schwächerer männlicher Tendenz ausgestatteten Pollenkörner wären danach unter den größeren zu suchen. Das anzunehmen erschien sehr verlockend; hätte sich doch damit endlich ein greifbares Moment für die vorausgesetzte sexuelle Verschiedenwertigkeit der Pollenkörner ergeben. Leider wurde meine Hoffnung auf diesen Erfolg bald abgeschwächt. Es geschah das, als ich die hermaphrodite *Lychnis flos jovis* zum Vergleich heranzog und nun feststellen mußte, daß auch sie ähnliche Größenschwankungen ihrer Pollenkörner wie *Melandryum rubrum* aufweist. Ähnliches zeigte mir auch die hermaphrodite *Silene fimbriata*. Die Pollenkörner von *Melandryum rubrum* lassen zudem, wenn man von ihren geringen Größendifferenzen absieht, nichts in ihrem Inhalt erkennen, woraus man auf dessen Verschiedenheit schließen könnte. Man erblickt dort stets denselben, als unregelmäßig konturiertes Gebilde sich kennzeichnenden vegetativen Kern, dieselben zwei kleinen, aus der Teilung der generativen Zelle hervorgegangenen Spermazellen (Fig. 16, Taf. IX). Das Endergebnis aller meiner Bemühungen, bei der Pollenbildung von *Melandryum rubrum* sichtbare Anknüpfungspunkte für Sondervorgänge zu gewinnen, an welche sexuelle Verschiedenheiten sich würden anknüpfen lassen, fielen somit negativ aus. Daß der Vorgang sich ohne weiteres aus der Trennung der vom Vater und von der Mutter stammenden Chromosomen bei der Reduktionsteilung ableiten lassen sollte, ist ausgeschlossen, da entsprechende sexuelle Scheidungen sich auch bei somatischen Teilungen, die auf Längsspaltung aller Chromosomen beruhen, vollziehen, und das auch in haploiden Generationen, wo die Chromosomen nur in einfacher Zahl zur Verfügung stehen. Ob irgend ein Stoff ungleich auf die Teilungsprodukte, ob diese nun aus einer Re-

duktionsteilung oder einer somatischen Teilung hervorgehen, bei solchen sexuellen Scheidungen repartiert wird, könnte nur ganz theoretisch erwogen werden. Unbestreitbare Tatsache ist hingegen, daß bei einem so scharf sexuell gesonderten Diöcisten wie *Melandryum rubrum*, kein solches von anderen Chromosomen in seinem Verhalten abweichendes „Heterochromosom" im Spiele ist, wie man es bei Arthropoden gefunden, und in Beziehung zu den sexuellen Scheidungen gebracht hat. Heterochromosomen sind mir auch bei anderen diöcischen Pflanzen nicht begegnet, im Pflanzenreich überhaupt nicht bekannt. Die besonders von Zoologen zitierte Angabe für *Salomonia biflora*, einer Polygalee, bei der Ira D. Cardiff[1]) ein pflanzliches Heterochromosom beobachtet zu haben meinte, sollte man nicht weiter anführen, da es sich sicherlich in diesem Falle um eine andere Erscheinung, zudem bei einer hermaphroditen Pflanze, handelte. Ira D. Cardiff hat es übrigens selber nicht versucht, das Gebilde, das sie als unpaares ungeteiltes Chromosom nach dem einen Pol der Reduktionsspindel wandern ließ, in Beziehung zu der Geschlechtsbestimmung zu bringen[2]).

Den negativen Befunden bei Pflanzen gegenüber behalten die bei Arthropoden sichergestellten Tatsachen bei alledem eine große Bedeutung. Es wird Aufgabe der Zukunft sein, diese einander scheinbar widersprechenden Beobachtungen unter höheren einheitlichen Gesichtspunkten zu vereinigen. Th. Boveri[3]) versucht das anzuregen, indem er von der Annahme ausgeht, daß es der „Chromatinbestand" ist, der über das Geschlecht der nächsten Generation entscheidet. Ein Mehr von Chromatin soll die Entstehung von Weibchen veranlassen. Th. Boveri knüpft an die C. Correnssehen *Bryonia*-Versuche an und meint, daß die gemachte Annahme auch dort gelten könnte, und daß die beiderlei Pollenkörner, die über das männliche bezw. weibliche Geschlecht der Nachkommen entscheiden sollen, sich in ihrem Chromatinbestand unterscheiden. Meine Untersuchungen haben für eine solche Verschiedenheit im Chromatingehalt der Pollenkörner diöcischer Angiospermen keinerlei Anknüpfungspunkte zu beschaffen vermocht.

---

1) A Study of Synapsis and Reduction. Contributions from the Dept. of Bot. of Columbia Univ., No. 228. Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. XXXIII, 1906, p. 288.

2) Vgl. auch meine frühere Bemerkung zu dieser Angabe in Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., 1909, S. 23.

3) Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechts-Bestimmung. Sitzungsber. der Physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg, Jahrg. 1908/09, Dez. 1908, Sonderabz. S. 4, 9.

Die an den Pollenmutterzellen von *Melandryum rubrum* gewonnenen Ergebnisse mußten naturgemäß in den Embryosackmutterzellen kontrolliert werden. Die unsichere Orientierung der Samenanlagen innerhalb der Fruchtknotenhöhle bringt es mit sich, daß eine unverhältnismäßig große Zahl solcher Samenanlagen durchmustert werden muß, um die begehrten Entwicklungszustände zu liefern. Andererseits ist die große Zahl der Samenanlagen, die jeder Querschnitt durch den Fruchtknoten vereinigt, ein Gewinn. Die Fig. 21, Taf. IX führt uns die Reduktionsspindel in einer Embryosackmutterzelle von *Melandryum rubrum* in so glücklicher Lage vor, daß das Bild direkt mit jenen der Fig. 1 u. 3, Taf. IX identifiziert werden kann. In fortgeschrittener Anaphase dieses Teilungsschrittes finden wir je eines der größeren Chromosomen in den Tochterkernanlagen wieder (Fig. 22). So auch in den beiden bereits abgegrenzten jungen Tochterkernen (Fig. 23). Von den beiden aus der Teilung der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Tochterzellen teilt sich nur die untere. Der Kern der oberen Zelle bringt es nur bis zur Diakinese (Fig. 24), dann beginnt seine und seiner Zelle Desorganisation. In der unteren Zelle wird hingegen die homöotypische Kernteilung ausgeführt (Fig. 24) und ihr folgt die Zellteilung. Das längsgespaltene größere Chromosom ist in der Fig. 24 zu sehen. Es liegt an der rechten Seite der Spindel.

Die unterste der drei Zellen, die aus der Embryosackmutterzelle hervorgehen, wird zur Embryosackanlage. Die beiden anderen sterben ab, werden verdrängt und resorbiert (Fig. 25*a*). Ein paar Mal begegnete es mir, zwei Embryosackanlagen nebeneinander in demselben Nucellus zu sehen. Über ihnen befanden sich die verdrängten Schwesterzellen, so daß sie augenscheinlich ihren Ursprung zwei Embryosackmutterzellen verdankten. Wenn die Pollenentwicklung und nicht die Embryosackentwicklung uns vorläge, so würde als nächster Teilungsschritt jetzt jener folgen, der die generative von der vegetativen Zelle im jungen Pollenkorn scheidet und die Verschiedenheit der Größe der Nukleolen in dem generativen und dem vegetativen Kern einleitet. Es fragte sich nun, ob eine ähnliche Differenz sich zwischen den beiden Kernen einstellt, die aus dem ersten Teilungsschritt des Kerns der Embryosackanlage hervorgehen und in deren beiden Enden, freilich ohne durch eine Scheidewand getrennt zu werden, Stellung nehmen. Das ist nun nicht der Fall, wie unsere Fig. 26, Taf. IX lehrt. Die beiden Tochterkerne der Embryosackanlage verhalten sich nicht nur bei

ihrer Entstehung, sondern auch weiterhin, völlig gleich, und führen auch gleich große Kernkörperchen. Diese sind wesentlich größer als der Nukleolus des generativen Kerns (Fig. 11 Taf. IX) im jungen Pollenkorn. Zu bemerken ist, daß die Größe der Nukleolen in der Embryosackanlage zugenommen hat, entsprechend ihrer bevorzugten Ernährung. Das zeigt der Vergleich der Nukleolen in den beiden Kernen der Fig. 26 (Taf. IX) mit dem Nukleolus in dem Kern der Fig. 25b. Von dem zweikernigen Stadium an, hält sich die Größe der Nukleolen annähernd auf gleicher Höhe bis zur Abgrenzung des Eiapparats (Fig. 27, Taf. IX). Während des Reifens des Eiapparats nimmt der Nukleolus des Eikerns, wie dieser selbst, etwas an Größe zu, während die Nukleolen und Kerne der beiden Synergiden etwas kleiner werden (Fig. 28 a und b, Taf. X). Am Scheitel der Synergiden differenzieren sich gleichzeitig die „Fadenapparate“ (Fig. 28 a). Der sekundäre Embryosackkern wie sein Nukleolus zeichnen sich, entsprechend ihrem Ursprung aus zwei verschmolzenen Polkernen, durch besonderen Umfang aus.

Es war nicht meine Absicht, ungeachtet der zahlreichen Prophasen, die mir in den Reduktionskernen der Pollen- und Embryosackmutterzellen hier wieder entgegentraten, Untersuchungen über Reduktionsteilung von neuem aufzunehmen. Nur soviel möchte ich bemerken, daß die Bilder, die ich zu sehen bekam, keine Veranlassung zur Modifizierung meiner Deutung des Vorgangs abgaben. Ein Stadium aus der Prophase im Reduktionskern der Embryosackmutterzelle, habe ich in Fig. 17, Taf. IX abgebildet, weil es die doppelte Zusammensetzung der Schlingen, während ihrer auf die Synapsis folgenden Streckung, an vielen Stellen deutlich zeigte. Dann führe ich in Fig. 18 einen Zustand vor, der die Doppelchromosomen gesondert zeigt und der sehr an eine Figur gleichen Stadiums erinnert, die K. Miyake für *Galtonia* dargestellt hat[1]). Endlich in der Fig. 19, eine noch spätere Phase, die ebenfalls sich wie *Galtonia* verhält, und die getrennten Chromosomen zum Teil in gewundenen Schnüren auf einander folgend, zum Teil einander frei gegenübergestellt, zeigt. Diese völlige Befreiung der Chromosomen aus dem paarigen Verbande, in welchem sie dicht aneinandergefügt die jüngeren Stadien der Prophasen durchmachten, eine Erscheinung, die uns zunächst bei den Monokotylen *Tradescantia*

1) Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, Taf. III, Fig. 18.

und *Galtonia* entgegengetreten war, dürfte sich als weit verbreitet unter den Dikotylen erweisen. Ich selbst konnte sie bereits bei einer ganzen Anzahl dieser Pflanzen wahrnehmen. Theo J. Stomps[1]) konstatierte sie neuerdings bei *Spinacia oleracea* und schilderte sie dort eingehend. Das Wesen dieser Erscheinung liegt somit darin, daß die homologen Chromosonen des Reduktionskerns, nachdem sie miteinander gepaart, die Stadien der Streckung durchgemacht haben, sich bei ihrer nunmehr folgenden Verkürzung ganz voneinander trennen und nur noch durch Lininfäden an den Enden verbunden bleiben, sich vielfach zu längeren Schnüren aneinander reihend. Um als Paare in die Reduktionsspindel einzutreten, legen sich die homologen Chromosomen dann wieder mehr oder weniger vollkommen aneinander. Da das diesem Vorgang vorausgehende Stadium die Chromosomen aufeinander folgend, ja bei manchen Objekten eine unter Umständen einzige Schnur bildend zeigt, in der man die diploide Zahl der Chromosomen abzählen kann, hierauf sich diese Chromosomen zu den Gemini der Reduktionsplatte zusammenlegen, so wird man wohl noch oft den Schwerpunkt des Reduktionsvorgangs in diese Erscheinung verlegen. Ich selbst habe auf dem schwierigen Wege, der in mühevollen Schritten bei der Erforschung der Reduktionsteilung zurückgelegt werden mußte, die Zeiten einer solchen Deutung durchgemacht[2]), diese Deutung dann aber aufgegeben, als ich vollständigeren Einblick in die dieser Erscheinung vorausgehenden Stadien gewann[3]).

Bei der Teilung des Kerns des jungen Pollenkorns von *Melandryum rubrum* in den generativen und den vegetativen Tochterkern, ist ebensowenig von einer Verschiedenheit der beiden Anlagen zu bemerken, wie bei der Teilung des Kerns der Embryosackanlage, wenn dieser in die beiden Tochterkerne zerlegt wird, von denen der obere den generativen Eiapparat, der untere die vegetativen Antipoden liefern. In den Pollenkörnern macht sich ein Unterschied zwischen dem generativen und vegetativen Kern erst nach ihrem Einschluß in ihre beiden Zellkörper geltend und ist auf die Verschiedenheit der Bedingungen zurückzuführen, die in diesen Zellkörpern herrschen. Ein solcher Unterschied fällt für die beiden

---

1) Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea*. Acad. Proefschr., Amsterdam 1910.

2) Über Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Physik.-mathem. Klasse, Bd. XVIII, 1904, S. 587.

3) Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 35. Vgl. auch die zuvor zitierte Arbeit von Theo J. Stomps.

Tochterkerne weg, die aus dem ersten Teilungsschritt in der Embryosackanlage hervorgehen, entsprechend dem Umstand, daß sie in einem gemeinsamen Zellleib bleiben. Der kleine Nukleolus der dem generativen Kern, in der entsprechend kleinen generativen Zelle des Pollenkorns zufällt, verharrt auch weiter in seinen bescheidenen Dimensionen. Da dieses Verhalten allgemein für Angiospermen gilt, so erklärt sich hieraus, daß die Nukleolen, welche die Spermakerne an den Keimkern und den Endospermkern liefern, so bedeutend an Größe dem Nukleolus des Eikerns und des sekundären Embryosackkerns nachstehen. Diese Erscheinung war mir schon bei meinen ersten Beobachtungen des Befruchtungsvorgangs bei den Angiospermen aufgefallen, sie findet hiermit ihre ursächliche Aufklärung. Da ich auch im Ei, während der Befruchtung, nachprüfen wollte, ob nicht etwa die Größenverhältnisse der von den Spermakernen stammenden Nukleolen konstante Unterschiede zeigen, die man in Verbindung mit der Geschlechtsbestimmung bringen könnte, führte ich eine sehr große Zahl von Zeichnungen aus, die sich auf diesen Zustand beziehen. Einige von ihnen wähle ich zur Veröffentlichung aus (Fig. 29—33, Taf. X). Sie zeigen alle Stadien der Verschmelzung von Spermakern und Eikern, zugleich daß, ebenso wie im generativen Kern des Pollenkorns, die Größe der Nukleolen des Spermakerns schwankend ist, doch die Extreme durch Übergänge verbunden sind. In dem Keimkern Fig. 32, der in die Prophasen der Teilung bereits eingetreten war, sind die beiden Nukleolen in Verschmelzung begriffen. Einen auch bei andern Angiospermen schon beobachteten Fall, führt die zweizellige Keimanlage Fig. 33 vor, in welcher die beiden Kerne je zwei Nukleolen verschiedener Größe zeigen. Es liegt nahe anzunehmen, daß es die Nukleolen väterlichen und mütterlichen Ursprungs sind, die es nicht zur Verschmelzung im Keimkern brachten, oder deren Substanz in den Tochterkernen wieder eine Trennung erfuhr. Möglicherweise ist in solchen Fällen auch die gegenseitige Einordnung der vom Vater und von der Mutter stammenden Chromosomen zu homologen Paaren in dem Verschmelzungsprodukt noch unvollkommen. Ich kann mir vorstellen, daß unter solchen Umständen die Anziehung, welche die homologen Chromosomen aufeinander ausüben, nicht ganz gesättigt ist, und daß dieser Umstand in gewissen Ausnahmefällen dahin führen könnte, daß in den beiden Tochterkernen, die aus der Teilung des Keimkernes hervorgingen, sich die Neigung geltend macht, miteinander zu verschmelzen. Das wäre ein Weg,

auf dem eine unvermittelte Verdoppelung des Chromosomensatzes einer Pflanze sich begreiflich machen ließe, eine solche Leistung wie sie *Oenothera gigas* so schön in den Hugo de Vriesschen Kulturen ausgeführt hat. Verschiedene Gründe sprachen bereits dafür, daß man diese Chromosomenverdopplung in das befruchtete Ei verlege[1]). Es ließe sich aber auch weiter denken, daß, wenn erst eine erste Verdoppelung der ursprünglichen Chromosomenzahl bei einer Pflanze erfolgt ist, die rasche Einordnung der Chromosomen in den Keimkern, entsprechend ihren Affinitäten, noch erschwert wird und damit Aussichten für neue Verdoppelungen des Chromosomensatzes schafft. Bei Wiederholung solcher Vorgänge dürfte aber wohl in den meisten Fällen die Grenze bald erreicht worden sein, bis zu der die Kerne eine Vermehrung ihrer Chromosomen noch vertragen. Ein Nachdruck wäre endlich darauf zu legen, daß es, den hier vertretenen Anschauungen nach, die Befruchtung ist, welche die Bedingungen für solche Verdoppelungen des Chromosomensatzes schafft, und daß somit sich begreifen läßt, daß solche Verdoppelungen sich bei *Oenothera gigas* und sicherlich in vielen anderen Fällen einstellen konnten[2]), während der Kern eines unbefruchteten, auf Befruchtung eingerichteten Eies es nicht fertig bringt, seine Chromosomenzahl zu verdoppeln, um sich die vom Keime verlangte diploide Chromosomenzahl zu beschaffen.

Es war weder bei den Teilungsvorgängen in den Pollenmutterzellen, noch den Embryosackmutterzellen von *Melandryum rubrum* etwas von einer Verschiedenheit der Teilungsprodukte zu erkennen, immerhin galt es dieses Ergebnis auch in den somatischen Kernen männlicher und weiblicher Pflanzen zu kontrollieren. Die Erfahrung lehrte mich, daß man zur schnellsten und klarsten Erkenntnis solcher Verhältnisse an Wurzelquerschnitten gelangt. Diese galt es also zu untersuchen. Das sonst von uns beliebte Verfahren, den Keimpflanzen solches Untersuchungsmaterial zu entnehmen, konnte hier keine Anwendung finden. Die Wurzeln mußten von älteren Pflanzen abstammen, die ihr Geschlecht durch entsprechende Blütenbildung anzeigten. Um viel Kernteilungen zu erlangen, setzten wir Stecklinge aus kräftigen Blattrosetten beider Geschlechter in Blumentöpfe ein und ließen sie sich bewurzeln. War das geschehen, so

---

1) R. R. Gates, The Stature and Chromosomes of *Oenothera gigas*. Archiv für Zellforsch., Bd. III, 1909, S. 544 und Ed. Strasburger, Chromosomenzahl, Flora, Bd. 100, 1910, S. 410.

2) Vgl. meinen Aufsatz: Chromosomenzahl, an verschiedenen Stellen.

führten wir die Pflanzen in ein Gewächshaus ein, und heizten es bis auf etwa 25° C. Anderthalb Stunden später fixierten wir die Wurzelspitzen.

Die Querschnitte durch diese Wurzeln führten zahlreiche Kernplatten in Polansicht vor, es fehlte zudem nicht ganz an Seitenansichten der Teilungsbilder. Eine größere Anzahl von Schnitten mußte aber stets wieder durchmustert werden, wenn es galt, die Polansicht einer Kernplatte zu finden, die eine glatte Zählung der Chromosomen zuließ. Bei gedrängterer Lage der Chromosomen in kleineren Zellen zeigte sich stets eine Anzahl von ihnen mit den Enden verbunden und es ließ sich nicht immer entscheiden, wie viel Chromosomen in einem solchen Komplex vertreten seien. Nur in größeren Zellen waren die Chromosomen frei, zudem annähernd horizontal ausgebreitet und damit ihre Anordnung und Länge klar. Wo sie sich, wie zumal in kleineren Zellen, nach den Polen gerichtet zeigten, erschwerte das den Einblick. Als Ergebnis der Untersuchung stand alsbald fest, daß die Wurzeln der Männchen (Fig. 37, 39, Taf. X) und Weibchen (Fig. 35, 36) übereinstimmend 24 Chromosomen in 12 Paaren führen. In den Wurzeln der Männchen wie der Weibchen zeichnet sich ein Chromosomenpaar, dasselbe, das uns als Geminus in den Reduktionsteilungen entgegentrat, durch bedeutendere Länge aus (Fig. 37, 38, 35, 36). Ein Unterschied ist zwischen Männchen und Weibchen auch in dieser Beziehung nicht vorhanden. Auch ist weiter festzustellen, daß die beiden Chromosomen, welche das größere Paar bilden, einander gleichen (Fig. 37 u. 35). Es ist klar, daß, wenn alle Chromosomen nach den Polen zu emporgerichtet sind, die Sicherheit darüber, welches Paar das größere sei, schwindet. In der Kernplatte Fig. 39 schien sich beim Wechseln der Einstellung diese Größendifferenz für das Paar zu ergeben, das links oben im Bilde liegt. Merkwürdigerweise ließ eine stark zusammengedrängte Kernplatte (Fig. 36) mit polwärts gerichteten Chromosomen, die einer kleinen Zelle angehörte, nicht nur einen glatten Einblick in Zahl und Anordnung der Chromosomen zu, sondern sie zeigte auch die beiden größeren Chromosomen flach ausgebreitet. In Fig. 37 liegt das größere Chromosomenpaar rechts inmitten des Randes, in Fig. 35 unten. In den Seitenansichten der Kernspindeln ist das größere Chromosomenpaar oft auch herauszufinden, so in Fig. 38. Selbstverständlich werden in der Polansicht die beiden längeren Chromosomen um so kürzer erscheinen, je schräger sie liegen. Auch wird

es vorkommen, daß man das eine Chromosom des Paares als flaches, das andere als gerades Stäbchen erblickt, wenn letzteres die hakenförmige Umkrümmung dem Beobachter zu- oder von ihm abwendet. Bei Anblick solcher Paare könnte man unter Umständen an einen Unterschied in der Gestalt der beiden längeren Chromosomen denken und darauf sexuelle Gegensätze zwischen ihnen aufbauen. Bei Häufung der Beobachtungen, wie sie eben an solchen Wurzelquerschnitten möglich ist, gelangt man aber zu dem völlig sicheren Ergebnis, daß beide längeren Chromosomen übereinstimmend hakenförmig gekrümmt sind, welche Erscheinung wohl zu ihrer größeren Länge in Beziehung steht. Die übrigen Chromosomen pflegen, wenn überhaupt, nur bogenförmige Biegung zu zeigen. Ob sie völlig einander gleichen oder auch unter ihnen konstante, wenn auch unbedeutende Größenunterschiede bestehen, will ich dahingestellt lassen. Eine Entscheidung in diesem Punkte ist schwierig, weil, wie Fig. 34 zeigt, die Kerne der ungleich großen Zellen der Wurzel nicht unbedeutende Größenunterschiede zeigen, die sich dann auch in bestimmtem Maße an den Chromosomen in den Teilungsstadien äußern. Der Chromatinreichtum ungleich großer Kerne ist augenscheinlich nicht völlig gleich, wenn es auch das Volumen der Kernvakuole ist, welches die Größendifferenz vorwiegend bedingt. Das Kerngerüst ist im fixierten Zustande ganz an die Kernwandung gezogen und das Kernkörperchen scheint inmitten der Kernvakuole zu schweben. Seine nicht unbedeutende Größe richtet sich nach dem Kernvolumen. Die gesonderten Chromosomen erscheinen innerhalb bestimmter Grenzen dicker oder dünner, je nachdem sie aus einem größeren oder kleineren Kern hervorgingen. Sie nehmen dementsprechend mehr oder weniger tingierbare Substanz in sich auf, die im wesentlichen aber nur ihre Dicke beeinflußt. Ihre gegenseitigen Längenverhältnisse bleiben dabei bestehen. Da jeder Kern einer solchen Wurzelspitze dieselbe Zahl diploider Erbeinheiten enthalten muß, so ist es nicht die je nach der Kerngröße wechselnde Menge der sich tingierenden Substanzen, welche diese Erbeinheiten repräsentieren kann. Zu gleicher Meinungsäußerung regte mich vor kurzem der Anblick der verschiedenen Menge färbbarer Substanz an, welche der Befruchtungsvorgang im Ei einer *Urtica dioica* zusammenführt[1]). Wie mich an

---

1) Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XLVII, 1910, S. 259.

zahlreichen, mit Hilfe des Zeichenprisma ausgeführten Skizzen, die ich von Wurzelspitzen des *Melandryum rubrum* entwarf, ausgeführte Messungen lehrten, sind Größenunterschiede von Kernen und Kernkörperchen in diesen Wurzeln, je nachdem sie von Männchen oder Weibchen herrühren, nicht vorhanden. Gleich kräftige Wurzeln, beiden Geschlechtern entnommen, verhalten sich völlig übereinstimmend in dieser Richtung.

Würde das eine Paar größerer Chromosomen, welche *Melandryum rubrum* aufweist, irgend welche Beziehungen zur Sexualität besitzen, so müßte ähnliches auch bei anderen angiospermen Diöcisten wiederkehren. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Hingegen können uns auch bei ihnen mehr oder weniger wahrnehmbare Unterschiede in den Chromosengrößen entgegentreten.

Bei der von Theo J. Stomps untersuchten *Spinacia oleracea* sind von den sechs Chromosomenpaaren, welche die diploiden Kerne einer Wurzel führen, drei Paare länger und drei kürzer. Auch in den Kernplatten der Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen, sind Größenunterschiede der Gemini zu erkennen[2]). Weder bei der Reduktionsteilung, noch bei dem homöotypischen Teilungsschritt in den Pollenmutterzellen von *Spinacia oleracea*, läßt sich aber, wie ich auch aus eigener Anschauung hinzufügen kann, etwas von einer ungleichen Verteilung der Chromosomensubstanz, oder irgend eines anderen Stoffes, auf die Teilungsprodukte erkennen.

Aus dem eingehenden Studium der Pollenmutterzellen von *Cannabis sativa* ergab sich, daß auch ihre 10 Gemini völlig übereinstimmende Trennungen vollziehen, um die Tochterkerne mit je 10 Chromosomen zu versehen (Fig. 40 bis 46, Taf. X). Merkliche Unterschiede in ihrer Gestalt wiesen die 10 Gemini nicht auf, geringe Massenunterschiede mögen aber vorhanden sein, welche aber nicht bestimmt kontrollierbar sind. Daß jeder Geminus mit zwei völlig übereinstimmenden Chromosomen die beiden Tochterkerne versorgt, ist den Figuren 41, 43, 44 und 45 leicht abzusehen. Die Fig. 46 stellt zwei Ansichten einer Pollenmutterzelle in vorgerückter Anaphase dar. Die Achse der Teilungsfigur stand annähernd senkrecht. In a ist die obere Tochterkernanlage in Polansicht, in b die untere Tochterkernanlage von ihrer Innenseite aus zu sehen, die letztere in etwas schräger Lage. Für einen Unterschied zwischen

---

1) A. a. O., S. 74.

2) A. a. O., Tafel III.

diesen beiden Anlagen fehlten Anknüpfungspunkte. Ebensowenig ließ sich von einer ungleichen Verteilung sonstiger Substanzen auf die beiden Hälften der Pollenmutterzelle etwas erkennen. Solches gelang mir auch nicht in dem Stadium der Fig. 47, welche die Kerne nach dem zweiten Teilungsschritt in dem noch einzelligen Cytoplasma tetraedrisch angeordnet zeigt. Wurzelspitzen männlicher und weiblicher Individuen von *Cannabis sativa* wurden jungen Topfpflanzen entnommen, nachdem sie im Viktoriahaus unseres Gartens etwa zwei Stunden verweilt hatten. Die Fig. 48 ist dem Wurzelquerschnitt einer männlichen Pflanze, die Fig. 49 dem einer weiblichen Pflanze entnommen. In beiden Fällen zeigt die Kernplatte 10 Paare Chromosomen. Gewisse Größenunterschiede der Paare fallen auf, doch habe ich sie nicht weiter auf ihre Konstanz studiert. Daß in irgend einem der Paare die beiden Chromosomen hätten verschieden sein sollen, müßte ich in Abrede stellen, ebenso daß etwa das eine Geschlecht ein Chromosom führt, das dem anderen fehlt.

Das erste der neuen Präparate von Pollenmutterzellen der *Mercurialis annua*, das ich studierte, brachte mir eine Überraschung. Dieses Präparat führte nämlich außer anderen Teilungsstadien auch den in Fig. 52, Taf. X dargestellten Zustand, der die vorgerückteren Anaphasen der Reduktionsteilung darbot. Die Fixierung war besonders schön ohne alle Schrumpfung gelungen und die Lage des Bildes so günstig, daß schon der erste Blick lehrte, daß die reduzierte Zahl der Chromosomen von *Mercurialis dioica* 8 beträgt und nicht 7, wie ich das zuvor angegeben habe[1]). Demgemäß ist auch die diploide Zahl zu korrigieren, die nicht 14, sondern 16 ausmacht. So klein auch die Gemini der Pollenmutterzellen der *Mercurialis annua* sind (Fig. 50 bis 52) so läßt sich doch sicher erkennen, daß ihnen konstante Größenunterschiede zukommen. Das fällt schon in Seitenansichten der Reduktionsspindeln auf (Fig. 50), besonders aber deutlich zeigte dies die schon zuvor zitierte Anaphase der Fig. 52. Ich will mich auf die Angabe beschränken, daß vier Gemini, und dem entsprechend dann auch vier Chromosomen, größer und vier kleiner sind. Eine sehr eingehende, speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung würde jedenfalls lehren, daß hier noch weitergehende konstante Größenunterschiede wiederkehren. Die Teilungs-

---

1) Das weitere Schicksal meiner isolierten, weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., I. Jahrg., 1909, S. 518.

produkte der Pollenmutterzellen gleichen auch hier einander, d. h. sie gleichen einander so weit, als die direkte Wahrnehmung guter, verschieden gefärbter Präparate Unterscheidungen zuläßt. — Entsprechend behandelte Wurzelspitzen von Männchen und Weibchen zeigen in Querschnitten, die richtig orientierte Kernplatten enthalten, 8 Chromosomenpaare. Man muß freilich nach solchen Kernplatten, die alle Chromosomen getrennt zeigen und diese Feststellung gestatten, meist längere Zeit suchen. Im Verhältnis zu den Chromosomen der Pollenmutterzellen sind jene der Wurzelspitzen gestreckter. Ihre Größenunterschiede fallen auf, werden aber zum Teil verwischt, durch ihre verschiedene Orientierung. Alle jene Chromosomen, die nicht ganz horizontal, d. h. in der optischen Ebene liegen, sieht man ja in der Verkürzung. Immerhin führt die Betrachtung der Schnitte bald zum sicheren Ziel. Die Fig. 54 und 55, Taf. X geben die Polansichten zweier Kernplatten aus einer weiblichen, die Fig. 56 einer Kernplatte aus einer männlichen Wurzel wieder. Die von den homologen Chromosomen gebildeten Paare treten meist deutlich hervor, doch können auch Verschiebungen vorkommen, nicht selten auch zwei zusammengehörende Chromosomen aufeinander folgen.

Die ganz bestimmte Frage, mit der ich diesem früher schon von mir untersuchten Objekt diesmal gegenüberstand, bewirkte auch die Beachtung von Einzelheiten, über die ich zuvor hinwegsah. Die Wichtigkeit solcher Einzelheiten tritt mit der Tiefe des Einblicks, den wir in dieses Gebiet der Forschung gewinnen, immer schärfer hervor. Der Augenblick wird jedenfalls bald kommen, wo auch jene, welche auf experimentellem Wege den Gesetzen der Erblichkeit nachforschen, sie werden beachten müssen. Die verschiedene, erblich festgehaltene Größe der Chromosomen, die uns an immer zahlreicheren Objekten des Pflanzenreichs entgegentritt, wird in Bastarden einmal noch wertvolle Anknüpfungspunkte für die Beurteilung der Funktionen der einzelnen Chromosomen abgeben.

Wir bewahren im hiesigen Institut besonders instruktive Präparate auf, die sich hier jeder ansehen kann. An vielen von ihnen kann man sich nicht nur von einer Anordnung der Chromosomen diploider Kerne in Paaren, sondern auch davon, daß, wo ungleich große Chromosomen vorliegen, die Paare von gleich großen gebildet werden, auf den ersten Blick überzeugen.

Ich will *Mercurialis annua* nicht verlassen, ohne auf das Bild hinzuweisen, welches ich von einem ihrer jungen Pollenkörner ent-

worfen habe, das seine Trennung in die generative und die vegetative Zelle vor kurzem vollzogen hatte (Fig. 53, Taf. X). Der bedeutende Größenunterschied, welchen die Nukleolen des generativen und des vegetativen Kerns zeigen, fällt hier, entsprechend dem, was ich bei *Melandryum rubrum* darüber mitgeteilt habe, wieder sehr in die Augen.

Ich untersuchte auch weiter noch *Bryonia dioica.* Ob die 10 Gemini in den Reduktionskernplatten ihrer Pollenmutterzellen gleich groß sind, will ich nicht entscheiden. Größenunterschiede, falls vorhanden, sind jedenfalls nicht auffällig. Die Teilungsprodukte gleichen einander morphologisch. Die Fig. 57 (Taf. X) führt eine Tetrade von *Bryonia dioica* gleich nach ihrer Bildung vor. Ich suchte sie nach Möglichkeit genau im Bilde wiederzugeben.

Der Vollständigkeit wegen berichte ich hier im Anschluß an diese meine Angaben über eine Untersuchung von Chester Arthur Darling[1]), die sich ebenfalls die Aufgabe stellte, nach etwaigen Verschiedenheiten der Teilungsprodukte von Pollenmutterzellen diöcischer Pflanzen zu suchen. Gewählt wurde hierfür der diöcische Ahorn, *Acer Negundo.* Der Verfasser gibt an, daß in den Pollenmutterzellen dieser Ahornart ein schwaches Liningerüst vorhanden sei, in welches Substanz einwandert, die in Gestalt von Knospen aus dem Nukleolus hervorsproßt. Das Kerngerüst nimmt an Tinktionsfähigkeit zu und gibt acht Chromosomen den Ursprung. Anderseits beginnen, vom Synapsisstadium an, dicke kurze Körper nacheinander aus dem Nukleolus zu treten und fügen fünf bivalente Chromosomen den acht anderen hinzu. Alle die 13 Chromosomen werden zu gleichen Hälften auf die Tochterkerne verteilt. Ist die Wandung um diese Tochterkerne gebildet, so sieht man in ihnen „eine große Chromatinmasse und mehrere kleinere von etwas wechselndem Umfang. Viele Beobachtungen scheinen anzuzeigen, daß die kleineren Chromatinmassen in eine größere Chromatinmasse übergehen, in einem der Tochterkerne, während sie in dem anderen Tochterkern sich zu zwei Chromatinmassen von ungleichem Umfang vereinigen". „Das scheint ein sehr allgemeines Phänomen zu sein." „In sehr wenigen Fällen jedoch waren zwei Körper in jedem Tochterkern zu sehen." Als allgemeine Regel stellt sich weiterhin

---

1) Sex in dioecious Plants. Contributions from the Department of Botany of Columbia University, No. 239. Bull. of the Torrey Botanical Club, Vol. 36, 1909, p. 177.

eine Verschmelzung der beiden Körper auch in dem anderen Tochterkern ein, so daß beide Kerne alsdann einander gleichen. Auch bei dem zweiten Teilungsschritt fallen jedem der vier Enkelkerne 13 Chromosomen zu. Nachdem diese Kerne eine Wandung erhalten haben, weisen sie mehrere Chromatinmassen in ihrem Innern auf, „und während die Verschmelzung dieser Massen fortdauert, zeigt es sich, daß zwei Kerne, die von einem der Tochterkerne entstammen, je eine Chromatinmasse mehr enthalten als die beiden anderen“. Schließlich gewinnen aber auch die Chromatinmassen der vier Enkelkerne ein übereinstimmendes Aussehen. — Der vom Verfasser geschilderte nukleolare Ursprung von fünf Chromosomen in den Pollenmutterzellen von *Acer Negundo* soll der Entstehung von Idiochromosomen bei Insekten entsprechen. „Soweit als die Beobachtungen reichen“, heißt es in dem Aufsatz, „scheint dieser Fall von *Acer Negundo* im allgemeinen jenen Insekten zu entsprechen, die Wilson in seiner Klasse I vereinigt, wo die beiden Sorten von Spermatozoen, Idiochromosomen in derselben Größe enthalten“.

Aus der Veröffentlichung von Chester Arthur Darling ist zu schließen, daß die Pollenmutterzellen von *Acer Negundo* 13 Gemini in ihrer Reduktionskernplatte führen und daß ihre Teilungsprodukte gleichmäßig den beiden Tochterkernen zufallen. Letzteres findet auch bei der homöotypischen Teilung statt, so daß die Enkelkerne übereinstimmend mit je 13 Chromosomen ausgestattet werden. Also auch *Acer Negundo* verhält sich ebenso wie die andern von mir untersuchten diözischen Angiospermen. Daß von den 13 Gemini der Pollenmutterzellen des *Acer Negundo*, 5 dem Nukleolus entstammen sollten, widerspricht zu sehr allen sonstigen Erfahrungen an verwandten Pflanzen, um zulässig zu erscheinen. Damit würden aber auch die Anknüpfungspunkte wegfallen, die Ch. A. Darling in einem solchen Ursprung für die Heterochromosom-Natur von 5 Gemini zu finden meint. Beweise dafür, daß diese 5 Gemini sich in ihrem Verhalten von den 8 andern Gemini irgendwie unterscheiden sollten, fehlen bei Ch. A. Darling. Es bleibt die Angabe, daß die Tochterkerne und Enkelkerne in den Pollenmutterzellen von *Acer Negundo* sich eine Zeitlang in der Zahl der „Chromatinkörper“ unterscheiden sollen, die sie in den Telophasen aufweisen. Doch heißt es weiter, daß diese „Chromatinkörper“ in allen Kernen schließlich zu je einem einzigen „Chromatinkörper“ und zwar, wie aus der Schilderung und den Abbildungen von Ch. A. Darling sich ergibt, einem Körper

von übereinstimmender Größe verschmelzen. Die Unterschiede die sich so vorübergehend geltend machen, und die bei Ch. A. Darling den Gedanken anregten, „daß es nicht unmöglich sei, daß zwei Serien von Chromosomen vorliegen, die anhaltend verschiedenen Charakter besitzen, und daher verschieden gehandhabt bei der Rekonstruktion der Kerne werden“, beruhen in Wirklichkeit nur darauf, daß die Nukleolarsubstanz sich in diesen wie in andern Kernen, entweder sofort zu einem einzigen Nukleolus zu sammeln vermag, oder daß sie dies zunächst an mehreren Stellen tut, um sich weiterhin erst in einem Nukleolus zu vereinigen. Das sind Unterschiede von ganz sekundärer Bedeutung, die man ebensogut in Pollenmutterzellen diöcischer als auch hermaphroditer Angiospermen beobachten kann. Unter den Lythreen, die Johanna Maas im hiesigen Institut zurzeit untersucht, zeigen beispielsweise *Cuphea procumbens* und *Lythrum salicaria*, beide hermaphrodit, oft ganz ähnliche Unterschiede in der Zahl der in den Tochter- und Enkelkernen der Pollenmutterzellen auftretenden Nukleoli, wie sie Ch. A. Darling bei *Acer Negundo* zu sehen bekam. In den Pollenmutterzellen des diöcischen *Melandryum rubrum* und mehr noch der *Bryonia dioica*, kommen ähnliche Erscheinungen auch zur Beobachtung; während die ebenfalls diöcischen *Spinacia oleracea*, *Cannabis sativa* und *Mercurialis annua* fast durchweg an der Bildung von nur einem Nukleolus in Tochter- und Enkelkernen von Anfang an festhalten. Dasselbe ist der Fall bei *Najas major*, die Clemens Müller zurzeit hier untersucht, und die nach Monokotylen-Art ihre Pollenkörner durch sukzedane Zweiteilung erzeugt. In allen Fällen, auch dem Fall, über den Ch. A. Darling berichtet, sind es im übrigen übereinstimmende Mengen von Nukleolarsubstanz, die den vier Teilungsprodukten der Pollenmutterzellen zufallen. Qualitative Unterschiede vermochte ich in diesen gleich großen Nukleolen auch nicht festzustellen. Daher es an Anknüpfungspunkten dafür, daß es ihre Substanz sein könne, die in Beziehung zu der Sonderung der geschlechtlichen Tendenzen stehe, zunächst fehlt.

Ich kehre nunmehr zu meinen männlichen Stöcken von *Mercurialis annua*, die vereinzelte weibliche Blüten erzeugt hatten, zurück. Bevor ich sie schildere, schicke ich einige Angaben über die äußere Gliederung normaler männlicher Stöcke dieser Art voraus. Sie bilden in den Achseln ihre rgegenständigen Blätter gestreckte Scheinähren, die in den Achseln unscheinbarer Hochblätter Blütenknäuel tragen.

Am Grunde jedes Blütenstandes entspringen hierauf schraubelartig verkettete Laubzweige, deren Zahl und Stärke sich nach der Kräftigkeit des Individuums richtet. Bei schwächeren Individuen tritt nur ein solcher Laubzweig auf, oder es fehlt auch dieser. Die Laubzweige können rechts oder links von der Infloreszenz stehen. Meist wird an der Hauptachse die Seite, an der das geschieht, gleichsinnig eingehalten. Bei kräftigen Individuen kommt noch ein schwacher Laubsproß, aus einer serialen Beiknospe in der Achsel zwischen dem Laubzweig und der Tragachse hinzu.

Ich lasse nun die Beschreibung meiner männlichen Pflanzen folgen, an denen die weiblichen Blüten aufgefunden wurden. Jedem Individuum ist eine Nummer vorgesetzt und dieselbe Nummer erhielt die Kultur, die es lieferte. Die Reihenfolge bestimmte der Zufall des Auffindens.

I, ein ziemlich kräftiges Männchen, legte als seriale Beiknospe über dem untersten Laubzweige eine zweiblütige, weibliche Infloreszenz an, die zwei Früchte lieferte.

II war ein verhältnismäßig kleines Männchen. Es trug in den Achseln des untersten Blattpaars je zwei männliche Scheinähren und über diesen als serialen Beispross je eine langgestielte weibliche Blüte. Diese beiden Blüten wurden mit dem Pollen der Nachbarinfloreszenzen bestäubt und zeitigten Früchte.

III, kräftiges Männchen, lieferte an der einen Seite des zweituntersten Blattpaars, als serialen Beisproß, einen männlichen Blütenstand der mit einer terminalen weiblichen Blüte abschloß. Diese Blüte war mit einem Fruchtknoten versehen, der nicht zwei sondern drei Fächer führte und zur Frucht dann reifte.

IV verhielt sich wie III, nur daß die weibliche Blüte dem drittuntersten Blattpaar angehörte und ihr Fruchtknoten zweifächerig war.

V ebenso, der Fruchtknoten aber, wie in III, dreifächerig. Zur Zeit der Beobachtung das eine Fach dieses Fruchtknotens angeschwollen, zwei Fächer geschrumpft. Diesem Beisproß gegenüber, auf der anderen Seite der Hauptachse ein Beisproß gleicher Stärke, doch männlich.

VI zeigte, unter entsprechenden Verhältnissen, einen männlichen Beisproß in der Achsel eines Blattes des untersten Blattpaares mit terminaler dreifächeriger Frucht.

VII hatte ungewohnten Habitus. Ein Laubzweig aus der einen Achsel des untersten Blattpaares, dicht über dem Boden, war

schmächtig bis zu 50 cm Höhe emporgewachsen. In halber Höhe trug er an einem Beisproß von üblicher Lage eine Frucht mit nur einem fertilen Fache. An seinen Gipfeln schloß der ganze Zweig mit einer endständigen zweifächerigen Frucht ab.

VIII, kräftige, normal aussehende männliche Pflanze mit zweifächeriger Fruchtanlage an dem einen Beisproß des viertuntersten Blattpaares. Diese Fruchtanlage war mit mehreren männlichen Blüten zu einem Knäuel vereint.

IX, sehr kräftige männliche Pflanze mit je einer weiblichen Blüte in drei verschiedenen Höhen an den gewohnten Beisprossen. Allen drei Blüten schienen dreifächerige Fruchtknoten zuzukommen, die aber in zwei Fällen nur je zwei Fruchtfächer, im dritten Falle nur ein Fruchtfach weiter gefördert hatten.

X war abgemäht worden. Aus der Achsel seines zweiten Blattpaares, des obersten, das stehen blieb, entwickelte es kräftige Laubzweige. Dem schloß sich auf der einen Seite wieder ein Beisproß an, mit terminaler Frucht, die ein fertiles Fach lieferte. Zwischen diesem Beisproß und dem vor ihm stehenden Laubzweig trat dann noch ein Beisproß, als männliche Scheinähre, hervor.

XI hatte, nachdem es ebenfalls abgemäht worden war, ähnlich wie X ausgetrieben. In den oberen Teilen der Pflanze fanden sich an den Beisprossen von zwei Ästen je zwei hermaphrodite Blüten in annähernd endständiger Lage vor. Die Zahl der Staubblätter stand in diesen Blüten gegen rein männliche stark nach, dessenungeachtet glichen diese Blüten darin den rein männlichen, daß sie alsbald abgestoßen wurden, ohne Frucht anzusetzen.

XII war eine männliche Pflanze von abnormem Aussehen. Ihrem kahlen Stengel entsprangen erst in 45 cm Höhe Äste, welche die Hauptachse zur Seite drängten. Alle Äste waren reichlich verzweigt, die Blätter an ihnen auffällig klein. Die Hauptachse endete in zwei dreifächerigen Fruchtanlagen, die aber abgestoßen wurden. In ähnlicher Weise schlossen auch fünf Seitenzweige mit weiblichen Blüten ab, denen übereinstimmend dreifächerige Fruchtknoten zukamen. An einem dieser Zweige stieg die Zahl der mit Fruchtknoten ausgestatteten Blüten bis auf 4, an einem anderen sogar bis auf 5. Ein Teil der letztgenannten Blüten hatte auch einige Staubgefäße entwickelt, wo dann ihre Fruchtknoten sich mangelhaft ausgebildet zeigten.

XIII war die einzige der von mir beobachteten Pflanzen, die an ihren männlichen Scheinähren außer männlichen auch weibliche

Blüten trug. Auch dieser Stock war über dem zweiten Knoten der Hauptachse abgemäht worden, worauf reiche Astbildung aus den zurückgebliebenen Knoten folgte. Unter diesen Ästen trug ein Ast in einer Blattachsel seines drittuntersten Blattpaars, an der ihr normaler Weise zukommenden Stelle, eine männliche Scheinähre, die mit einem Knäuel männlicher Blüten begonnen hatte, und weiter hinauf zwei aus männlichen und weiblichen Blüten gemischte Knäuel trug. In der Achsel des gegenüberliegenden Blattes war eine ähnliche männliche Scheinähre zu sehen, die mit einem Knäuel, der nur aus weiblichen Blüten bestand, abschloß. Ein kräftiger Laubzweig derselben Pflanze endete mit einer, einen zweifächerigen Fruchtknoten führenden weiblichen Blüte. Zudem hatte diese Pflanze weibliche Blüten an solchen Beisprossen aufzuweisen, wie wir sie schon mehrfach schilderten. Ich zählte 25 weibliche Blüten an diesem Stock, schätzte die Zahl seiner männlichen Blüten auf etwa 1000.

XIV, ein nur mittelgroßes, doch kräftiges Männchen, entwickelte eine weibliche Blüte in der Achsel des einen der beiden Blätter des drittuntersten Blattpaars. Die Blüte nahm für sich allein jene Stelle zwischen Laubzweig und Hauptachse ein, an der sich der Beisproß entwickelt. Sie war fast sitzend, mit einem dreifächerigen Fruchtknoten ausgestattet, dessen drittes Fach aber zurückblieb.

XV, kräftige männliche Pflanze, wurde absichtlich am 10. Oktober stark zurückgeschnitten. An einem der Laubzweige, die hierauf den Blattachseln entsprangen, bildete sich eine männliche Scheinähre, die an ihrem oberen Ende zwei weibliche Blüten mit dreifächerigen Fruchtknoten trug. Ein anderer Laubzweig erzeugte an einer stark verkürzten Scheinähre einen Knäuel männlicher Blüten, zwischen denen sich eine weibliche Blüte mit dreifächerigem Fruchtknoten befand.

XVI muß als die merkwürdigste unter den abweichenden *Mercurialis annua*-Pflanzen gelten, die mir begegnet sind. Es war aber in diesem Fall nicht ein Männchen um das es sich handelte, sondern ein Weibchen. Ihr auffällig dicker holziger Stengel verzweigte sich erst in 22 cm Höhe. Weiter hinauf zeigte er reiche Astbildung, wobei seine verhältnismäßig langen Äste sich im Bogen abwärts neigten, um sich an ihren Enden wieder emporzurichten. So erinnerte der Habitus dieses Pflänzchens an die Trauerform mancher unserer Bäume. Es hatte seine Entwicklung mit rein weiblichen Blüten begonnen. Nachdem es aber ein bestimmtes

Alter erreichte, begannen einzelne seiner Blüten, dann immer zahlreicher werdende unter ihnen, männlich zu durchwachsen. Das Mittelsäulchen ihres Fruchtknotens setzte sich in eine dünne Achse fort, der eine größere Anzahl von Staubblättern entsprangen. Die Antheren dieser Staubblätter enthielten wohlausgebildeten Pollen. Mit dem Altern der Pflanze trat das männliche Geschlecht an ihr immer reichlicher vor. Zwar hörte sie nicht ganz auf, rein weibliche Blüten zu erzeugen, doch immer häufiger wurden jene, deren Fruchtknoten ein Büschel von Staubblättern krönte. Zudem stellten sich eigenartige Mischungen zwischen den beiden Geschlechtern ein, welche nur mikroskopisch aufzuklären waren. Sie bestanden darin, daß in den Fruchtknotenfächern und zwar in beiden von ihnen, oder in nur einem Fach, statt einer einzigen Samenanlage, zwei oder mehrere Anlagen der Placenta entsproßten. Sie mochten noch alle als Samenanlagen ausgebildet sein, wenn auch nur unvollkommen, oder Mittelbildungen zwischen Samenanlagen und Antheren darstellen und schließlich es im letzteren Falle bis zur Pollenbildung in ihrem Innern bringen. An der alternden Pflanze traten immer zahlreicher werdende Fruchtknoten, nur noch mit Antheren an Stelle von Samenanlagen in ihrem Innern auf. Die Fruchtblätter schlossen dann nur noch unvollkommen am Scheitel zusammen, fuhren aber fort, dort Narbenpapillen zu erzeugen. Es kamen auch Fruchtknotenfächer zur Beobachtung, wo über einer Samenanlage, ein Placentarauswuchs sich stark verzweigt hatte und seine kurzen hin und her gekrümmten Zweige in Antheren abschloß, die zum Teil aus der oberen Öffnung der klaffenden Fruchtblätter hinausragten. In solchen Fruchtknoten, deren Mittelsäulchen sich gestreckt hatten, um frei außerhalb der Fruchtfächer Staubblätter anzulegen, waren die Samenanlagen häufig ganz verbildet. Während die Pflanze im Laufe des Winters, wo sie in einem Kalthaus stand, und im nächsten Frühjahr langsam zurückging, prägten sich ihre männlichen Neigungen immer mehr aus, zudem stellten sich Vergrünungserscheinungen in den durchwachsenden Blüten ein. Die Antheren nahmen die Gestalt kleiner pfeilförmiger Blättchen an, auf denen die Staubfächer saßen. Oder die eine Hälfte der Antheren bildete einen Blattabschnitt, die andere allein war fertil. Die weibliche Blüte konnte sich auch ganz in ihre Blattgebilde auflösen. Auf ihre drei Perigonblätter folgten dann, in Zwei- oder Dreizahl, die Fruchtblätter, völlig getrennt, wenn in Dreizahl mit den Perigonblättern alternierend, mehr oder weniger gewölbt, wenn mit den

Rändern nah zusammenschließend, ausnahmsweise aus einem Rande noch eine Samenanlage in die innere Höhlung entsendend. Über diesen Fruchtblättern trug das gestreckte freie Mittelsäulchen die Staubblätter, die unter Umständen schon in kürzer oder länger gestielte pfeilförmige Blättchen ganz verwandelt sein konnten. Diese Staubblätter alternierten mehr oder weniger vollkommen mit den Fruchtblättern. Die fertilen Staubblätter der weiblich-männlichen Blüten breiteten denselben honigartigen Duft aus, wie er für die männlichen *Mercurialis annua*-Pflanzen charakteristisch ist. Also auch dieses sekundäre männliche Geschlechtsmerkmal kam dem veränderten Weibchen zu. Es gelang ihm auch die Ausbildung männlicher Blüten, aus denen die Fruchtblätter ganz beseitigt waren, Blüten, die entweder ganz fertile oder mehr oder weniger vergrünte Staubblätter besaßen. An der jüngeren Pflanze bekam ich einige Male zwei einander aufsitzende Fruchtknoten zu sehen. An den alternden Pflanzen wuchs gelegentlich an einem in seiner Größe zurückgebliebenen, am Scheitel schlecht verschlossenen Fruchtknoten eine Samenanlage nackend zwischen den Narben hervor. — Ich beschränke mich hier auf diese kurze Schilderung des eigenartigen Pflänzchens, von dem ich Alkoholmaterial für eine etwaige spätere, von Abbildung begleitete Beschreibung aufbewahre. — Bemerkt sei noch, daß ich an der alternden Pflanze gelegentlich einige Milben sah, keine Anhaltspunkte aber dafür gewinnen konnte, daß das merkwürdige Verhalten dieser Pflanze irgendwie unter dem Einfluß von Parasiten stehe.

Das waren die Pflanzen, die es uns zusammenzubringen gelang und die ich hier geschildert habe, um ihr geschlechtliches Verhalten in Hinblick auf ihre Nachkommenschaft festzuhalten. Etwaige sonstige Angaben aus der Literatur über sexuelle Abweichungen bei *Mercurialis annua* hier zusammenzustellen, hätte keinen Zweck[1]). Nur möchte ich auf ein Bild in dem II. Bande der Mutationstheorie hinweisen, durch welches Hugo de Vries den Zweig einer männlichen Pflanze von *Mercurialis annua* veranschaulicht, die an ihren Scheinähren vereinzelte Früchte trägt[2]). Uns ist ein solches Verhalten nur einmal[3]), bei der mit XIII bezeichneten Pflanze,

1) Hierfür kann ich auf O. Penzigs Pflanzen-Teratologie hinweisen, Bd. II, S. 286, und etwa noch auf H. Hoffmanns Aufsatz „Zur Geschlechtsbestimmung“ in der Bot. Ztg. von 1871, S. 100.

2) S. 638, Fig. 144.

3) Nur einmal spontan, ein zweites Mal an der künstlich zurückgeschnittenen Pflanze Nr. XV.

begegnet, es ist somit unter den *Mercurialis annua*-Rassen der Bonner Gegend rar. Hingegen mußte es auffallen, daß es besonders die Beisprosse unserer männlichen Pflanzen sind, an denen es dem weiblichen Geschlecht gelingt, sich zu manifestieren. Da solche Sprosse erst nachträglich den anderen hinzugefügt werden, so sind es bei uns ältere männliche Pflanzen, an denen man mehr Aussicht hat, Blüten des entgegengesetzten Geschlechts anzutreffen. Insofern war es ein unseren Zwecken dienstlicher Zufall, der es fügte, daß wir erst am Ende des Sommers nach solchen Pflanzen suchten. Unter den männlichen Individuen von *Mercurialis annua*, an welchen wir weibliche Blüten antrafen, befanden sich zwei, Nr. X und XI, die neue Triebe erzeugt hatten, nachdem sie zuvor abgemäht worden waren. Die unter XV angeführte Pflanze entwickelte einige weibliche Blüten, nachdem wir sie absichtlich stark zurückgeschnitten hatten. In diesen Fällen könnte die Auslösung des entgegengesetzten Geschlechtes in Beziehung zu diesen Eingriffen gebracht werden, doch ist nicht bewiesen, daß sie nicht auch von selbst erfolgt wäre. Denn unter etwa 200 männlichen Pflanzen, die wir absichtlich zurückschnitten, bildete nur eine die geschilderten weiblichen Blüten aus. Zahlreiche männliche wie auch weibliche Exemplare der *Mercurialis annua*, die Heyer[1]) zurückschnitt, behielten rein ihr Geschlecht bei, und so war es auch bei den Versuchen, die seinerzeit Autenrieth[2]) mit *Mercurialis* anstellte. Hingegen wollen Autenrieth und Mauz[3]) durch Zurückschneiden der Zweige, beziehungsweise Entfernen der Blüten männlicher Hanfpflanzen, an diesen mehr oder weniger hermaphrodite Blüten erzielt haben. Ich selbst[4]) wiederholte die Versuche vor Jahren beim Hanf mit durchaus negativem Resultate, so daß nicht ausgeschlossen erscheint, daß Autenrieth und Mauz mit einer an sich schon zur Monöcie neigenden Hanfrasse operierten. Durch dauerndes Entfernen der Blütenknospen männlicher und weiblicher Stöcke von *Melandryum album* vermochte ich damals auch nicht das Geschlecht zu beeinflussen[5]).

1) Untersuchungen über das Verhalten des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen usw. Bericht usw. des landw. Instit. der Univ. Halle, herausg. von Julius Kühn, Bd. I, 1884, Heft V, S. 42.

2) De discrimine sexuali jam in seminibus plantarum dioicarum apparente. Tübingen, Diss. 1821.

3) Vgl. Flora 1822, Bd. II, vierte Beilage, S. 51.

4) Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900, S. 773.

5) A. a. O.

Die Zahl der Samen, die ich von jenen männlichen Pflanzen, die mit I bis XV bezeichnet waren, erntete, konnte natürlich nicht bedeutend sein. So kamen denn Mitte März dieses Jahres in Töpfen zur Aussaat, von I: 3 Samen, von II: 3, von III: 5, von IV: 3, von VI: 7, von VII: 3, von VIII: 4, von IX: 2, von X: 6, von XII: 5, von XIII: 5, von XIV: 2, von XV: 3. Zudem hatte der Instituts-Techniker Hubert Sieben noch 20 Samen von verschiedenen männlichen Stöcken geerntet, die an ihrem Standort belassen worden waren. In V erwies sich das eine angeschwollene Fruchtfach der einzigen weiblichen Blüte als taub. In der Schilderung von XI wurde schon erwähnt, daß es die wenigen Blüten, die hermaphrodit an ihm waren, abstieß.

Nur ein Teil der geernteten Samen erwies sich als gut ausgebildet, und keimte. Am 30. April verfügten wir über 36 Pflänzchen und zwar von I über 2, von II über 2, von III über 3, von IV über 0, von VI über 4, von VII über 4, von VIII über 0, von IX über 0, von X über 4, von XII über 3, von XIII über 2, von XIV über 2, von XV über 0. Von den am ursprünglichen Standort gesammelten Samen gingen 13 auf.

Aus 74 Samen hatten wir immerhin 36 Pflanzen, also fast genau die Hälfte erzogen, ein Ergebnis, das unter den angegebenen Umständen als recht günstig bezeichnet werden konnte.

Da sämtliche Pflänzchen männlich waren, so mußte der Erfolg des Versuches als völlig eindeutig und überraschend positiv gelten, er bestätigte in vollem Maße die Erwartungen, die an ihn geknüpft waren.

Die männlichen Pflänzchen von *Mercurialis annua* begannen, wie auch sonst, mit der Blütenbildung bereits auf den jüngsten Entwicklungsstadien, so daß ihr Geschlecht sechs Wochen nach der Aussaat schon überall festzustellen war. Um diese Zeit trugen sie ausschließlich rein männliche Blütenstände. Sie sollten aber in die Möglichkeit versetzt werden, eventuell nachträglich noch weibliche bezw. hermaphrodite Blüten zu bilden. Da nun die Auslösung des entgegengesetzten Geschlechts an männlichen Individuen dieser Pflanzenart, bezw. der uns hier vorliegenden Rasse, wenn überhaupt, sich erst spät, an kräftigen Stöcken, solchen, die zur Bildung von Beisprossen schreiten, einzustellen pflegt, so wurden die betreffenden Stöcke, zur Förderung ihrer Entwicklung, in gute Gartenerde frei verpflanzt. Sie gediehen dort gut, doch nicht so üppig, wie ich es gewünscht hätte. Unkräuter wollen eben nicht gepflegt werden.

Die Bildung von Beisprossen blieb ziemlich eingeschränkt. Es gelang nicht, bis in den Herbst hinein, weibliche Blüten an diesen männlichen Pflanzen zu beobachten.

Das mit XVI bezeichnete weibliche Individuum, an welchem mit dem Alter sich männliche Tendenzen immer stärker geltend machten, hatte, auf den eigenen Pollen angewiesen, ziemlich viel Früchte angesetzt, in diesen aber nur wenig keimfähige Samen ausgebildet. Denn von 55 Samen gingen nur 5 auf. Der Habitus der jungen Pflänzchen wich von dem der übrigen Keimlinge unserer Aussaat ab. Sie waren kräftiger und großblättriger. Nachdem sie etwa 8 cm Höhe erreicht hatten, begannen sie zu blühen. Ich erwartete ihrem Habitus nach, daß sie Weibchen liefern würden. In Wirklichkeit erwiesen sich aber nur drei Individuen als weiblich, zwei waren männlich. Das änderte sich auch weiter nicht, nachdem die jungen Pflanzen ins Freiland gelangten, und dort alterten. Die Männchen blieben rein männlich und an den Weibchen stellten sich keine männlichen Durchwachsungen der weiblichen Blüten ein. Wäre es uns gelungen, eine größere Anzahl Nachkommen von dieser Pflanze zu erlangen, so hätten sich auch wohl Hermaphroditen von so eigner Zusammensetzung, wie es die Mutter war, unter ihnen eingefunden. Man konnte sie von Samen aus jener Zeit erwarten, wo in der Mutter die beiden Geschlechter sich das Gleichgewicht hielten. Die wenigen Samen, welche keimten, mögen aber, soweit sie Weibchen lieferten, der ersten Entwicklungszeit der Mutter, soweit sie Männchen erzeugten, einem der letzten Abschnitte ihres Lebens entstammen.

Ebenso wie wir im vorigen Jahre gefunden hatten, daß der Pollen von vereinzelt an weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen erzeugten männlichen Blüten in seiner männlichen Potenz geschwächt ist, zeigte sich dies im laufenden Jahr für die weibliche Potenz der Eier, die in vereinzelten weiblichen Blüten an männlichen Pflanzen entstanden waren.

Zieht man aber aus diesen Versuchen den, wie mir scheint, berechtigten Schluß, daß die Potenz des durch die männlichen und die weiblichen Geschlechtsprodukte verkörperten Geschlechtes einer Abstufung fähig ist, so wird man auch weniger Bedenken haben, eine solche Abstufung als eine Einrichtung anzusehen, die sich bei den diöcischen Phanerogamen stabilisierte und auf der ihre Diöcie nunmehr beruht. Daß jene geschlechtliche Machtscheidung bei den phanerogamen Diöcisten auf das männliche Geschlecht be-

schränkt blieb, hat seine guten, schon früher erörterten Gründe. Sie ist, wie jene sexuelle Scheidung, die wir in den Sporenmutterzellen der diöcischen Moose feststellen konnten, an die Reduktionsteilung gebunden, phylogenetisch aber von jenem Vorgang bei den Moosen abweichend. Denn der geschlechtlichen Scheidung in den Sporenmutterzellen der diöcischen Moose geht keine geschlechtliche Sonderung im Sporophyt voraus, die Sporenmutterzellen sind dementsprechend hermaphrodit und in ihnen vollzieht sich erst die Trennung von männlich und weiblich; bei den Phanerogamen bildete aber den Ausgangspunkt für die Diöcie eine zuvor schon vollzogene Trennung von männlich und weiblich im Sporophyt, so daß innerhalb der in ihrem Geschlecht bereits bestimmten Sporenmutterzellen weitere Trennungen sexueller Art, sich nur noch innerhalb desselben Geschlechts abspielen und nur seine Potenz betreffen konnten. Indem wir die bei den diöcischen Phanerogamen bei der Reduktionsteilung sich vollziehende Sonderung der männlichen Potenzen nach ihrem Verhältnis zu der weiblichen Potenz der Eier abschätzen, können wir von oprimierenden und oprimierten, also unterdrückenden und unterdrückten Pollenkörnern diöcischer Phanerogamen sprechen. Eigentlich müßten hier überall nicht die Pollenkörner, sondern die Spermakerne den Eiern gegenübergestellt werden, es somit oprimierende und oprimierte Spermakerne heißen, doch füge ich mich, indem ich die Bezeichnung „Pollen“ für diesen Begriff anwende, dem annähernd allgemein üblichen Brauch. Daß ich andererseits oprimierend und oprimiert und nicht dominierend und dominiert als Ausdruck für die relative Stärke der männlichen Potenz der Pollenkörner brauchte, geschah, um eine Verwechslung mit Mendelschen Begriffen auszuschließen.

Sind auch, wie die bisherigen Versuche mit diöcischen Angiospermen lehren oder es doch sehr wahrscheinlich machen, die Eier mit gleich starker weiblicher Potenz ausgestattet, so zwar, daß diese weibliche Potenz der männlichen Potenz oprimierender Pollenkörner unterliegt, die der oprimierten beherrscht, so hat uns andererseits das Verhalten der weiblichen Blüten an männlichen *Mercurialis annua*-Pflanzen wieder gelehrt, daß auch die weibliche Kraft der Eier einer Gradation fähig ist. Denn während diese Kraft an Weibchen stärker als die Kraft der einen Hälfte des an Männchen produzierten Pollens ist, unterliegt sie der männlichen Kraft sämtlicher Pollenkörner in Eiern, die an einem männlichen Stock erzeugt wurden. Umgekehrt sehen wir die Weiblichkeit der Eier die

Männlichkeit des gesamten Pollens unterdrücken, wenn dieser in vereinzelten männlichen Blüten an weiblichen Stöcken entstanden war; alle Nachkommen zeigten in unseren Versuchen sich dann weiblich.

Die Tatsache, daß aus den Eiern eines *Mercurialis annua*-Weibchens, das mit eignem Pollen befruchtet wurde, nur Weibchen hervorgehen, kann man versucht sein, aus dem Ursprung der Weibchen diöcischer Angiospermen unmittelbar abzuleiten. Ist nämlich das Weibchen solcher Pflanzen das Ergebnis der Vereinigung eines mit weiblicher Tendenz ausgestatteten Eies mit einem Pollenkern, dem die schwächere männliche Tendenz zukommt, so ist eben die männliche Potenz nur in ihrer geschwächten Äußerung im Körper des Weibchens vertreten. Sie ist geschwächt auch in den männlichen Blüten, zu deren Bildung sie immerhin ausreichte. Alle Pollenkörner solcher Blüten unterliegen daher der weiblichen Potenz der Eier. Diesem Gedanken gab ich früher schon Ausdruck[1]. Er reicht aber tatsächlich nicht aus, um in solcher Fassung auch das Verhalten der an männlichen Stöcken von *Mercurialis annua* erzeugten weiblichen Blüten zu erklären. Denn wir nahmen an, daß alle Eier der angiospermen Diöcisten gleich starke weibliche Tendenz besitzen, und daß männliche Nachkommen das Produkt aus solchen Eiern und aus Pollenkörnern mit unterdrückender männlicher Potenz sind. Somit müßte aber im Körper des Männchens die weibliche Tendenz ebenso stark wie im Weibchen sein, wenn auch durch die stärkere den Pollenkörnern entstammende männliche Potenz an ihrer Äußerung gehindert. Gelingt es aber der weiblichen Potenz sich am Männchen in der Bildung weiblicher Blüten zu äußern, so wäre von deren Eiern, bei solchem Gedankengang, eine gleich starke Potenz wie an Weibchen zu erwarten. Dann dürfte aber nicht die Gesamtheit dieser Eier dem männlichen Einfluß des Pollens unterliegen, so wie wir tatsächlich es fanden, sondern nur die Hälfte.

Ich will das mit Hilfe einer willkürlich gewählten Zahl deutlich machen, welche die Höhe der geschlechtlichen Potenzen, die hier in Betracht kommen, zum Ausdruck bringen soll. Ich nehme eine Zahl wie 6, die sich dazu eignet. Wir hätten bei angiospermen Hermaphroditen nach vollzogener Reduktionsteilung für Eier und Pollenkörner somit die Potenz 6.

---

1) Zeitschrift für Botanik, I. Jahrg. 1909, S. 518.

Eier	Pollenkörner
$_{6}$ 6	6 6
$_{6}$ $_{6}$	6 6

Für drei von den Eiern habe ich die 6 kleiner genommen, um anzudeuten, daß ein Ei nur aus der Reduktionstetrade hervorgeht. Für angiosperme Diöcisten ließe sich das Verhältnis so vorführen:

Eier	Pollenkörner
$_{6}$ 6	9 9
$_{6}$ $_{6}$	3 3

Die Befruchtung bei hermaphroditen Angiospermen würde stets $6 + 6$ ergeben. Die Befruchtung bei diöcischen Angiospermen $6 + 9 =$ M. und $6 + 3 =$ W. Im Männchen müßte die männliche Potenz bei Anlage der männlichen Geschlechtsprodukte schlechterdings wieder auf $\begin{smallmatrix}9 & 9\\ 3 & 3\end{smallmatrix}$ zurückgehen, da es ja sonst eine dauernde Steigerung der männlichen Potenz in den Nachkommen gäbe, durch welche die Existenz von Weibchen ausgeschlossen wäre. Daher in einem Männchen, das vereinzelte weibliche Blüten mit Eiern produzierte, letzteren auch nur Pollen mit $\begin{smallmatrix}9 & 9\\ 3 & 3\end{smallmatrix}$ Potenzen gegenüberstände, so daß bei der Potenz 6 der Eier, die Hälfte der Nachkommen aus ihnen, auch unter diesen Umständen, weiblich sein müßte.

Wir können hier somit nicht ohne die Vorstellung auskommen, daß die weibliche Potenz der Eier bis unter 3 gesunken sei. Man könnte denken, daß die Eier auf dem ungünstigen Boden des männlichen Substrats an weiblicher Potenz einbüßen, wie etwa Bakterien an Virulenz auf ungeeignetem Nährboden. Auf dem weiblichen Diöcisten verlören die Pollenkörner dementsprechend an männlicher Potenz.

Mit einer erblich fixierten Schwächung der männlichen Potenz glaubten wir zuvor bei der ganzen Rasse von *Melandryum rubrum* rechnen zu müssen, um uns den dauernden Ausfall von Männchen gegenüber den Weibchen in unseren Kulturen zu erklären. Für diesen Gedanken bringen uns die bei *Mercurialis annua* geschilderten Vorkommnisse tatsächliche Stützen.

Wie wir es den selbst gewonnenen Ergebnissen schon vorausgeschickt hatten, sah sich C. Correns durch seine Versuche mit gynodiöcischen Pflanzen bereits veranlaßt, es als wahrscheinlich hinzustellen, daß ganz bestimmte Verhältnisse der Stärke zwischen

den im Wettbewerb stehenden geschlechtlichen Tendenzen bestehen könnten. Doch sind es nicht die nämlichen Gesichtspunkte wie die hier vertretenen, welche C. Correns in seinen Schlußfolgerungen bestimmten; denn er fährt weiter[1]), so wie ich schon einmal zitiert habe, fort: „man könnte annehmen, es dominiere z. B. die weibliche Tendenz stets über die zwittrige, es bilde aber nicht jede Geschlechtsform ausschließlich Keimzellen mit der eigenen Tendenz, sondern auch solche mit fremder Tendenz, z. B. neben überwiegend solchen mit ± zwittriger auch solche mit weiblicher Tendenz, oder neben fast lauter solchen mit weiblicher Tendenz einzelne mit ± zwittriger. Solche Formen entsprächen dann den „ever sporting varieties“ de Vries. Dann würde sich der Einfluß des Pollens auch erklären“[2]).

Ich möchte es nun meinerseits versuchen, die Geschlechtsvererbung bei gynomonöcischen Angiospermen in Beziehung zu meinen an *Mercurialis annua* gesammelten Erfahrungen und zu den Schlüssen, die ich an sie knüpfte, zu bringen. Ich kann, auf die geschwächte männliche Potenz des an weiblichen *Mercurialis annua*-Stöcken erzeugten Pollens mich stützend, annehmen, daß auch der Pollen der an einem gynomonöcischen Stock von *Satureia hortensis* entsteht, männlich geschwächt ist. Denn jener gynomonöcische *Satureia*-Stock zeigt dadurch, daß er außer hermaphroditen auch weibliche Blüten produziert, an, daß die Weiblichkeit in ihm vorherrscht. Werden daher die Blüten der rein weiblichen *Satureia*-Stöcke mit ihm bestäubt, so unterliegt er ihrer weiblichen Potenz. Es reicht hingegen seine männliche Potenz noch aus, um sich neben der weiblichen der an dem gynomonöcischen Stock erzeugten Eier Geltung zu verschaffen, so daß aus der Befruchtung dieser Eier durch ihn gynomonöcische Individuen hervorgehen. Nur zum Teil soll es hingegen dem Pollen gynomonöcischer Stöcke von *Thymus vulgaris* gelingen, seine Männlichkeit gegenüber der Weiblichkeit der Eier derselben Stöcke, die ihn erzeugten, zu behaupten, denn diese lieferten mit ihm befruchtet, in den Versuchen von C. Raunkjaer[3]), nur 35 % Gynomonöcisten, hingegen 65 % Weibchen. Bei der von C. Correns untersuchten *Silene inflata*

---

1) A. a. O., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 699.

2) Ich habe diese Stelle zwischen Gänsefüßchen zitiert, da ich sie dem Sinn nach genau wiedergebe, doch ließ ich einige Worte aus ihr fort.

3) Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Bull. d. l'Acad Roy. des sc. et des lettres de Danemark, 1906, Nr. 1, S. 36.

hat die Entwicklung von der Zwitterform aus zwei Richtungen eingeschlagen, den (Weg), der zur männlichen und den, der zur weiblichen Pflanze führt[1]). An den andromonöcischen Individuen dieser Species, die außer hermaphroditen männliche Blüten erzeugen, ist der Pollen auf einer seiner männlichen Potenz günstigen Unterlage erwachsen. So kommt es, daß ein Weibchen dieser *Silene* „mit dem Pollen zweier andromonöcischer Pflanzen bestäubt, eine Nachkommenschaft“ erzeugen konnte, „wie sie sich selbst überlassene, oder mit dem Pollen zwitteriger, oder gynomonöcischer Pflanzen bestäubte Weibchen nie geben“, nämlich viel mehr ± zwitterige und viel weniger weibliche Nachkommen (nur 35 %)[2]). Bei *Plantago lanceolata*, die sehr zahlreiche erbliche Bindeglieder zwischen der rein zwitterigen und der rein weiblichen Form aufweist, kam C. Correns zu dem Ergebnis, daß der Einfluß des Pollens um so stärker auf das Geschlecht der Nachkommen ist, „je weniger die Pflanze einen ausgesprochenen Charakter hat, die die Eizellen liefert“[3]). Das läßt sich von unserem Standpunkt aus auch wohl begreifen. Ob an zwitterigen Pflanzen, die den Weg zur Diöcie eingeschlagen haben, an rein männlich gewordenen Blüten andromonöcischer Individuen, bereits bei der Teilung der Pollenmutterzellen Scheidungen in der männlichen Potenz sich vollziehen, wäre eine offene Frage.

In G. H. Shulls *Melandryum*-Kulturen — er nennt seine Pflanze *Lychnis dioica* L. — traten einige hermaphrodite Individuen auf[4]). G. H. Shull meinte nun die Frage der Geschlechtsvererbung fördern zu können, indem er die hermaphroditen Individuen untereinander und auch mit einem normalen Männchen kreuzte. Er glaubte darin im Vorteil gegen C. Correns zu sein, der seine Schlüsse auf Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen Species stützte. Die vier hermaphroditen Versuchspflanzen, über welche G. H. Shull verfügte, konnten alle als Männchen gelten, an welchen der Fruchtknoten in verschiedenem Grade der Vollkommenheit ausgebildet worden war. Das Individuum, welches G. H. Shull mit A bezeichnete, ergab, mit eigenem Pollen bestäubt, eine Nachkommenschaft von 33 Weibchen und 25 Hermaphroditen. Vier mit dem

---

1) Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1906, S. 473.

2) Ebenda, S. 473 und a. a. O., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 690.

3) In dem Aufsatz von 1908, S. 693.

4) Inheritance of Sex in *Lychnis*. Bot. Gazette, Vol. 49, 1910, S. 112.

Pollen von A bestäubte normale Weibchen lieferten 236 Weibchen, 161 Hermaphroditen und 2 Männchen. Mit dem Pollen eines normalen Männchens bestäubt, produzierte A 21 Weibchen, 2 Hermaphroditen und 11 Männchen. Von einer dem A entsprechenden Pflanze B, die mit dem eigenen Pollen bestäubt wurde, erntete G. H. Shull 110 Weibchen und 95 Hermaphroditen. Aus drei normalen Weibchen, die den Pollen von B erhielten, gingen 162 Weibchen und 144 Hermaphroditen hervor. Die zwei anderen Versuchspflanzen C und D ließen sich nicht befruchten. Aus der Bestäubung normaler Weibchen mit den Pollen von C wurden 39 Weibchen und 55 Männchen, von D 26 Weibchen und 18 Männchen erzielt. G. H. Shull schließt aus diesem Ergebnis seiner Versuche, daß die Männchen der Diöcisten heterozygotisch seien. Das zeige eben auch *Lychnis dioica* an, deren Männchen, wenn sie hermaphrodit werden, diese ihre Heterozygotie deutlich verraten. Die Weibchen hingegen müßten als homozygotisch gelten. Die Annahme: Männchen heterozygotisch, Weibchen homozygotisch, beherrscht jetzt allgemein die Vorstellung Jener, welche die Erklärung der Vererbung des Geschlechts durch Mendelsche Regeln anstreben. Mit letzteren sucht dann G. H. Shull weiter die bei seinen hermaphroditen *Lychnis*-Pflanzen gewonnenen Ergebnisse in Einklang zu bringen, worin ich ihm nicht folge, da durch seine Beweisführung mein Standpunkt in dieser Frage nicht beeinflußt wird. Das Auffällige in den G. H. Shullschen Ergebnissen, das einer besonderen Erklärung bedarf, ist nur, daß der Pollen der beiden Hermaphroditen A und B, wenn er zur Bestäubung normaler Weibchen benutzt wurde, in demselben Verhältnis hermaphrodite Nachkommen produzierte, als sonst Männchen erzeugt worden wären. Indem ich auf meinem, wie ich denke wohlbegründeten, Standpunkt verharre, nehme ich an, daß die Schwächung der Männlichkeit in den beiden Hermaphroditen A und B Ursache der Erscheinung war. Diese Schwächung der Männlichkeit zeigte sich an beiden genannten Pflanzen ja dadurch an, daß sie zur Bildung fertiler Fruchtknoten schreiten konnten. Auch die stärker männlich disponierte Hälfte ihres Pollens vermochte daher nicht in den Nachkommen die Weiblichkeit der Eier zu unterdrücken. Sie hielt ihr nur das Gleichgewicht, kam neben ihr zur Geltung und zeugte so Hermaphroditen. Die schwächer männliche Hälfte des Pollens mußte naturgemäß der Weiblichkeit der Eier unterliegen, was zur Ausbildung von Weibchen führte. In den Pseudohermaphroditen

C und D, die es nur bis zur Anlage steriler Fruchtknoten brachten, war die Schwächung der Männlichkeit zu gering, um sich in dem Geschlecht der Nachkommen kundzugeben. Ihr Pollen verhielt sich so, wie der normaler Männchen.

Seine sämtlichen hermaphroditen *Melandryum*-Individuen leitet G. H. Shull von Männchen ab. Es seien Männchen, die ein Gynäceum anlegten und dadurch hermaphrodit wurden. Gegen diese Ableitung ist nichts einzuwenden. Mir selbst ist neuerdings eine männliche Pflanze von *Melandryum rubrum* begegnet, deren Blüten zum Teil Fruchtknoten enthielten. Diese Fruchtknoten waren schlank, sie schlossen keine Samenanlagen ein, hingegen endeten sie in wohl ausgebildeten Narben, die zur Blütenröhre hinausragten. Hermaphrodite Blüten sind bei den beiden *Melandryum*-Arten eine sehr große Seltenheit[1]). Ich begegnete ihnen bisher nicht, ungeachtet dessen, daß mir so viele Tausende dieser Pflanzen durch die Hände gingen. Ich[2]) möchte also zunächst bei meiner Annahme bleiben, daß es sich bei Angaben über Hermaphroditismus bei Melandrien hauptsächlich um weibliche Stöcke handelte, die von *Ustilago violacea* befallen waren. G. H. Shull möchte das nicht gelten lassen[3]), er vertritt überhaupt die Ansicht, daß auch die infizierten *Melandryum*-Pflanzen, die mir vorlagen und die in ihren Blüten zwischen den mit Pilzsporen erfüllten Staubblättern einen etwas zurückgebliebenen Fruchtknoten zeigten, Männchen gewesen wären, bei welchen die Infektion die Bildung eines unvollkommenen Fruchtknotens ausgelöst hätte[4]). Es ist in der Tat G. H. Shull viel leichter, sich die Anlage eines Fruchtknotens zwischen den Staubblättern an einem „heterozygotischen" Männchen zurechtzulegen, als von Staubblättern bei einem „homozygotischen" Weibchen. Mit *Ustilago violacea* infizierte Pflanzen hat G. H. Shull nicht gesehen, es sind somit nur theoretische Gründe, die ihn veranlassen, es auszusprechen, daß ich einen Beobachtungsfehler begangen hätte. Diese Behauptung nimmt G. H. Shull sogar in die Zusammenstellung der Ergebnisse seiner Untersuchung auf[5]).

1) Die älteste Angabe über „androgyne" Individuen von „*Lychnis dioica*", doch ohne jede anderweitige Schilderung, finde ich bei Ch. Giron de Buzareingues, Suite des Expériences sur la génération des plantes. Ann. des sc. nat., t. XXV, 1831, p. (145).

2) Versuche mit diöcischen Pflanzen usw. Biol. Centralbl., 1900, S. 692.

3) A. a. O., S. 112, 119, 124.

4) Eine ähnliche Vorstellung kommt bereits zur Geltung in der referierenden Angabe in O. Penzigs Pflanzen-Teratologie, Bd. I, 1890, S. 300.

5) A. a. O., S. 124.

Und doch wäre ich auch in diesem Augenblicke in der Lage, jeden, der es wünscht, davon zu überzeugen, daß Weibchen, die bei uns mit *Ustilago violacea* angesteckt sind, Staubblätter in einer den männlichen Blüten entsprechenden Zahl und von einem durchaus normalen Bau ausbilden, nur daß eben dann die Brandsporen die Stelle der Pollenkörner einnehmen. Der Fruchtknoten so infizierter Blüten bleibt aber in seiner Entwickleung zurück, entsprechend den Bildern, die ich seinerzeit entworfen habe [1]). In dem System unseres botanischen Gartens bilden *Melandryum album* und *M. rubrum* alljährlich mit dem Pilz angesteckte Sprosse. An den männlichen Stöcken sind die Staubblätter befallen, eine Fruchtknotenanlage in den Blüten aber nicht vorhanden. An den weiblichen Stöcken liegen die Verhältnisse so vor, wie ich sie zuvor geschildert habe. Sollte aber jemand Zweifel darüber hegen, ob die erwähnten Stöcke wirklich von verschiedenem Geschlecht sind, und ob es sich nicht etwa nur um Männchen mit durch den Pilz angeregter oder nicht angeregter Fruchtknotenbildung handelt, so würden diese Stöcke selbst dafür sorgen, ihn über ihr Geschlecht aufzuklären, indem gelegentlich der eine oder andere ihrer Zweige sich der Infektion durch den Pilz entzieht und dann normale Blüten trägt. Es liegen augenblicklich zwei Weibchen hier zur Beobachtung vor, die sich so verhalten; beides Weibchen von *Melandryum album*. Das eine Weibchen steht im Gewächshaus in einem Topf, sein unterster Zweig ist gesund geblieben. Einer der untersten Zweige einer Pflanze im System hat sich auch gegen die Ansteckung zu wehren gewußt oder vermochte vielleicht den Pilz weiterhin zu überwinden. Die Blüten dieser nicht befallenen Zweige sind typisch weiblich, der befallenen mit den infizierten Staubblättern und einem in seiner Entwickelung zurückgebliebenen Fruchtknoten versehen. Also steht es fest, daß der Pilz an einer weiblichen *Melandryum*-Pflanze die Bildung normal gebauter männlicher Geschlechtsorgane auszulösen vermag, somit des männlichen Geschlechts, das demgemäß mit seinen gesamten Merkmalen in den weiblichen Individuen vertreten ist und nur durch dessen weibliche Tendenz an seiner Äußerung verhindert wird. Der Fall von *Melandryum* bleibt also in seiner ganzen theoretischen Tragweite fortbestehen. Da andererseits auch in einer männlichen *Melandryum*-Pflanze alle Merkmale der weiblichen vertreten sein müssen, so wäre es an sich nicht ausgeschlossen, daß ein bestimmter Reiz sie anregen könnte, sich in Entwickelungsvorgängen zu äußern.

1) A. a. O., S. 658.

Es wäre sogar nicht ohne Analogie, sofern wir das Tierreich mit in Vergleich ziehen, daß die Zerstörung der männlichen Geschlechtsprodukte, wie sie der Pilz bei den Melandrien vollführt, die Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane anregte. Tatsächlich ist das aber bei den infizierten männlichen Melandrien nicht der Fall. Die Pflanzen neigen überhaupt nicht, wie das auch die zuvor besprochenen Versuche mit dem Zurückschneiden diöcischer Pflanzen zeigten, zu einer solchen Kompensation. Wenn *Ustilago violacea* die Bildung von Staubblättern in den weiblichen *Melandryum*-Blüten auslöst, so steht ihr Auftreten auch nicht in Korrelation zu dem hierauf erst folgenden Zurückbleiben der Fruchknotenausbildung, sondern zu einer spezifischen Wirkung der Parasiten, die dahin führt, daß die Antheren erzeugt werden, die er zu seiner Ernährung und zur Erzeugung seiner Brandsporen braucht. Die Entziehung der Nahrung dürfte es vor allem sein, die dem Fruchtknoten der Blüte dann nicht mehr gestattet völlig auszureifen.

Auffallend ist die Parallele, die in der Phylogenie der Sexualität zwischen Tieren und Pflanzen besteht. Nur hat sich Diöcie, im Gegensatz zu den Pflanzen, fast allgemein bei den Tieren eingestellt, was bei der freien Beweglichkeit der Tiere, die sich gegenseitig aufsuchen können, ohne weiteres begreiflich ist. Lehrreich erscheint es mir in dieser Richtung, daß Ordnungen von Tieren, welche die freie Ortsbewegung aufgegeben haben, zum Hermaphroditismus zurückkehren. So sind die festgewachsenen Cirripedien oder Rankenfüßler unter den Crustaceen mit wenigen Ausnahmen hermaphrodit und zeichnen sich dadurch vor den meisten Crustaceen und auch den meisten übrigen Arthropoden aus. — Bei den Metazoen wie bei den Metaphyten ist es die diploide Generation, nach deren sexuellen Merkmalen die Geschlechter bezeichnet werden. Bei den Metazoen, wie bei den Metaphyten hat die haploide Generation Aufnahme in die diploide gefunden, und der Sonderung der pflanzlichen Gonotokonten in Mikro- und Makrosporenmutterzellen, entspricht die Sonderung der tierischen Gonotokonten in Sperma und Eier erzeugende. Bei den Metaphyten wie bei den Metazoen reifen, wenn man von bestimmten, besonders bei Pflanzen seltenen Ausnahmen absieht, die sämtlichen Teilungsprodukte der männlichen Gonotokonten, während die weiblichen im allgemeinen nur ein einziges Ei liefern. Das verlockt, die Vergleiche noch weiter auszudehnen und Übereinstimmungen auch in den Ursachen, die geschlechts-

bestimmend wirken, zu erwarten. Da beginnen aber die Schwierigkeiten.

Im Pflanzenreich konnten wir, ohne auf besondere Bedenken zu stoßen, eine glatte Scheidung der sexuellen Tendenzen bei Bildung gegensätzlicher Geschlechtsprodukte annehmen. Die Vorstellung, daß die Stärke dieser Tendenzen in beiden Geschlechtern, vornehmlich aber im männlichen Geschlecht, abgestuft sein könne, genügte im wesentlichen, um den sexuellen Ausfall zu ermöglichen, wie er bei der Vereinigung bestimmter Geschlechtsprodukte sich einstellt. Im Tierreich gibt es hingegen Fälle, und zwar sind es gerade diejenigen, welche in letzter Zeit in Hinblick auf Geschlechtsbestimmung besonders studiert wurden, die zu anderen Schlußfolgerungen zu drängen scheinen. Denn es steht für verschiedene Arthropoden, bei welchen „Parthenogenese“ in den Entwicklungskreis eingreift, fest, daß aus den unbefruchteten Eiern sich nicht nur Weibchen, sondern zu bestimmten Zeiten auch Männchen entwickeln. Also muß das Ei, das als Geschlechtsprodukt seinen weiblichen Charakter zur Schau trägt, und ihn auch zunächst in der Bildung von Weibchen auf dem genannten Wege offenbart, eine sexuelle Umstimmung erfahren können, die es alsdann, ebenfalls ohne Zutun der Befruchtung, zur Erzeugung von Männchen befähigt. Freilich handelt es sich dabei, in den Fällen, die am besten bekannt sind, so bei dem durch N. M. Stevens[1]), W. B. von Baehr[2]) studierten Blattläusen (Aphiden), um Eier, die ohne Reduktionsteilung erzeugt wurden[3]), somit die diploide Chromosomenzahl führen[4]),

1) Study of the germ cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae. Journ. exper. Zool., Vol. II, 1905.

2) Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti. Archiv f. Zellforsch., Bd. III, 1909, S. 269.

3) W. B. von Baehr, a. a. O., S. 279.

4) Das ist auch der Fall bei der neuerdings von Wilhelm Fries studierten parthenogenetischen Generation der Artemia salina, die in den somatischen Zellen wie im reifen Ei 84 Chromosomen führt (Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina, Archiv für Zellforsch., Bd. IV, 1910, S. 63) und auch bei der von Leonard Doncaster untersuchten Gallwespe, Neuroterus lenticularis. Aus ihren befruchteten Sameneiern gehen im Frühjahr nur Weibchen hervor, von denen ein Teil nur männlich, ein Teil nur weiblich disponierte Eier produciert. Diese Eier, die je 20 Chromosomen, die diploide Zahl, führen, entwickeln sich ohne Befruchtung. Die befruchtungsbedürftigen Eier, welche hierauf von den erzeugten Weibchen, die Spermatozoen, welche von den erzeugten Männchen geliefert werden, enthalten nur die haploide Zahl von 10 Chromosomen. Gametogenesis of the Gall-Fly, Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). (Proceedings of the Roy. Soc., Ser. B, Vol. 82, Biological Sciences, 1910, p. 88).

um das, was ich Ooapogamie nenne. Wenn ein solches diploides Ei ein Männchen statt eines Weibchens bildet, so handelt es sich somit um etwas Ähnliches wie bei der Hervorbringung männlicher Blüten an einem pflanzlichen Diöcisten, etwa an einer *Mercurialis*. Bei letzterer gelingt es nicht cytologische Änderungen in den Kernen der Weibchen nachzuweisen, an welche sich der Umschlag der sexuellen Tendenz anknüpfen ließe; anders bei den Blattläusen, welche, ähnlich den Insekten, sich in Männchen und Weibchen durch den Bau ihrer Kerne unterscheiden. Dieser Unterschied wird bedingt durch das Verhalten jener chromosomenähnlichen Gebilde, die als Heterochromosomen meist bezeichnet werden. Ihre Deutung ist verschieden; daß die diploiden Kerne des weiblichen Soma aber ein Paar Heterochromosomen führen, während die des männlichen Soma nur ein Heterochromosom besitzen, oder den Weibchen zwei gleich große, den Männchen zwei ungleich große Heterochromosomen zukommen, steht für eine ganze Anzahl bestimmter Arten fest. Bei den Blattläusen muß somit das diploide Ei, welches ein Männchen produziert, bezw. das aus diesem Ei hervorgehende Männchen, in irgend welcher, bis jetzt noch nicht aufgeklärter Weise, jene Änderung betreffs eines Heterochromosomen erfahren, die das männliche Geschlecht kennzeichnet. Die „parthenogenetisch“ erzeugten geschlechtlichen Weibchen und Männchen bilden haploide Eier und Spermatozoen auf dem Wege der Reduktionsteilung. Aus den befruchteten Eiern gehen nur Weibchen hervor, wobei sich die Beziehung der Heterochromosomen zur Geschlechtsbestimmung lehrreich offenbart[1]). Denn bei der Reduktionsteilung geht in der Spermatogenese das nur in Einzahl vorhandene Heterochromosom der Männchen ungeteilt auf die eine Tochterzelle über; diese übermittelt es zu gleichen Teilen den beiden Spermatozoen, die aus ihr hervorgehen. Die von Anfang an kleinere Schwesterzelle ohne Heterochromosom geht zugrunde. Die sämtlichen Spermatozoen der in Betracht kommenden Blattlaus (Aphis saliceti) sind somit von einer Art, mit einem Heterochromosom versehen. Alle Eier führen übereinstimmend ein Heterochromosom, da ja zwei solche Heterochromosomen den diploiden Kernen der Weibchen zustanden und daher jede der beiden Schwesterzellen in der Oogenese mit einem Heterochromosom ausgestattet werden konnte. Durch die Vereinigung eines heterochromosom-

---

1) Vgl. W. B. von Baehr, a. a. O., S. 294.

haltigen Spermatozoons mit einem heterochromosomhaltigen Ei entsteht aber ein mit zwei Heterochromosomen versehener Keimkern, wie ihn ein Weibchen verlangt. Würde die Spermatogenese bei dieser Blattlaus zwei Spermatozoen mit, zwei ohne Heterochromosom liefern, so müßte die Vereinigung der heterochromosomfreien Spermatozoen mit den Eiern einheterochromosomhaltige Keimkerne ergeben, wie sie dem männlichen Geschlecht zukommen. Dieser Schluß erscheint geboten, nach den Ergebnissen, zu denen entsprechende Untersuchungen der Insekten, im besonderen die Arbeiten von Edmund B. Wilson[1]) führten. Die Übereinstimmung der geschlechtsbestimmenden Momente bei Arthropoden und den höheren Gewächsen liegt darin, daß den Spermakernen die Entscheidung zufällt; der Unterschied in dem Eingreifen bestimmt differenzierter Elemente der Kerne in den Vorgang. Doch ist dieser Unterschied vielleicht nicht prinzipieller Natur und die Stoffe, die sich zu gesonderten Heterochromosomen bei den Arthropoden sammeln, in den Chromosomen der Metaphyten selbst, in nicht direkt nachweisbarer Weise, verteilt. Treten uns doch auch bestimmte Elemente des Cytoplasma als geformte Wirkungszentren in den Zellen der Metazoen entgegen, die bei den Metaphyten im Cytoplasma verteilt bleiben.

Schwierigkeiten bereitet der Vergleich pflanzlicher Befunde mit den Angaben, die für Bienen, Hornissen, Ameisen vorliegen, die jedoch, wie auch W. B. von Baehr[2]) in seinem schon zitierten Aufsatz bemerkt, noch zu widerspruchsvoll sind, als daß sie verwertet werden könnten. Nach Friedrich Meves[3]) gehen die Männchen dieser Tiere aus unbefruchteten Eiern hervor, und zwar Eiern, die einer Reduktionsteilung ihrer Entstehung verdanken, so daß sie nur über die haploide Chromosomenzahl verfügen. Es würde sich also um echte Parthenogenesis bei der Erzeugung von Männchen handeln und damit auch bei Bienen, Hornissen, Ameisen der merkwürdige Fall vorliegen, daß die Kerne

1) Vgl. dazu besonders die Arbeiten, die E. B. Wilson unter dem Titel Studies on Chromosomes in den Bänden I bis IV des Journal of experimental Zoology, 1905 bis 1909 veröffentlicht hat, doch auch die Aufsätze in „Science", Vol. XXV, 1907, p. 191 und Vol. XXIX, 1909, p. 53, sowie im Biological Bulletin, Vol. XII, 1907, p. 303.

2) A. a. O., S. 318.

3) Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, Archiv f. mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907, S. 414 und Fr. Meves und Jules Duesberg, Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse, ebenda, Bd. 71, 1908, S. 571.

der Männchen mit der halben Chromosomenzahl der Weibchen auskommen. Das kann selbstverständlich nur ein abgeleiteter Fall sein, da die Männchen dieser Tiere ihre Herkunft ebensogut einer diploiden Generation verdanken müssen, wie die Weibchen. So dürfte auch in der sexuellen Umstimmung eines Teils der Eier, die dann ohne Befruchtung die männliche Entwicklungsrichtung einschlagen, eine abgeleitete Erscheinung vorliegen. Wie unter den diploiden Eiern der Blattläuse, mag auch unter den haploiden der Bienen, Hornissen, Ameisen, eine Sonderung sich vollziehen, die zur Bildung der befruchtungsfähigen Eier, aus denen Weibchen hervorgehen, und der befruchtungsunfähigen, die Männchen liefern, führt. Schließlich kann es auch nur eine sekundäre Einrichtung sein, die es bedingt, daß, wie Fr. Meves und J. Duesberg zeigten, der erste Teilungsschritt in den Spermatogonien der Bienen, Hornissen, Ameisen, der eine Reduktionsteilung sein müßte, zwar eingeleitet, aber auf Grund des Umstandes, daß nur die haploide Chromosomenzahl zur Verfügung steht, nicht durchgeführt wird, worauf der zweite Teilungsschritt als eine Äquationsteilung sich vollzieht und zwei Schwesterzellen bildet, die entweder beide zu Spermatozoen werden (Hornisse, Ameise), oder von denen eine degeneriert (Biene).

Angeschlossen sei hier noch die Angabe von Yves Delage, daß es ihm gelungen sei, aus Seeigeleiern, die er unter Mitwirkung von Salzsäure und Ammoniak zu parthenogenetischer Entwicklung anregte, zwei geschlechtsreife Seeigel zu erziehen, von denen der eine sich mit Bestimmtheit als männlich erwies.

Was für Vorgänge auch in die „parthenogenetische" Entwicklung tierischer Eier eingreifen mögen, sie beweisen immerhin, daß bei ihnen sexuelle Umstimmungen möglich sind. So schreibt denn auch W. B. von Baehr, auf das Verhalten der von ihm untersuchten Blattläuse gestützt, nieder[2]): „Das gewöhnliche parthenogenetische Ei dieser Tiere muß die Anlagen für beide Geschlechter enthalten, jedoch so, daß der weibliche Charakter dominiert. In den sexuparen Weibchen dagegen, welche gleichzeitig Männchen und Weibchen liefern, muß durch irgend eine Einrichtung bewirkt werden, daß in der einen Art von Eiern der männliche Charakter

---

1) Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale. Comptes rend. de l'Acad., Paris, t. CXLVIII, 1909, p. 453.

2) A. a. O., S. 313.

herrschend wird." Die sexuelle Umstimmung ist nicht auf diploide Eier beschränkt, sie kann sich, wie wir bei der Biene, Hornisse und Ameise gesehen haben, auch auf haploide Eier erstrecken. Auf die prinzipiellen Verschiedenheiten zwischen diploiden Eiern, die mich selbst so eingehend auf botanischem Gebiete beschäftigt haben, ist von seiten der Zoologen bisher wenig Nachdruck gelegt worden. Vorwiegend hat man nur darauf geachtet, wie es sich bei der Anlage „parthenogenetischer" Eier mit den Richtungskörpern verhält. Bei Metaphyten wird im allgemeinen die Zahl der Teilungen in der Embryosackmutterzelle bei Ausschaltung der Reduktionsteilung eingeschränkt. Das lehrt der Vergleich solcher Arten, die ooapogam geworden sind, mit nächstverwandten normalgeschlechtlichen Arten. So gehen bei normalgeschlechtlichen Thymeläaceen, darunter auch der normalgeschlechtlichen *Wickstroemia canescens*, vier Zellen, also die typische Zahl, aus der Teilung der Embryosackmutterzelle hervor, bei der ooapogamen *Wickstroemia indica* werden, ohne Reduktionsteilung, nur zwei Zellen gebildet[1]). So kommt auch eine Vierteilung der Embryosackmutterzelle den normalgeschlechtlichen Vertretern der Kompositen[2]) zu, während die ooapogamen nur eine Zweiteilung zeigen, beziehungsweise, so *Antennaria dioica*[3]), jede Teilung der Embryosackmutterzellen unterlassen und aus ihr direkt die apogame Embryosackanlage bilden, die den diploiden Kern der Embryosackmutterzelle übernimmt. Anderseits folgt bei der ooapogamen Saururacee Houttuynia cordata[4]), auf den ersten Teilungsschritt der Embryosackmutterzelle noch ein zweiter, worauf erst aus einer der beiden Zellen des zweiten Teilungsschrittes der Embryosack hervorgeht. Also braucht die Ausschaltung des Reduktionsvorgangs die ererbte Teilungsart der Embryosackmutterzelle nicht auszuschließen, wenn sie auch dazu neigt, sie ein-

---

1) E. Strasburger, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. Histol. Beitr., Heft VII, 1909, S. 76, 77 und Chromosomenzahl, Flora, Bd. 100, 1910, S. 400.

2) H. O. Juel, Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichoriaceen. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XXXIX, Nr. 4, 1905, p. 8 und O. Rosenberg, Über die Embryosackbildung bei der Gattung *Hieracium*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1906, S. 159, sowie Cytological Studies on the Apospory in *Hieracium*, Botanisk Tidskrift, Bd. XXXIII, 1907, S. 156, 164.

3) H. O. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XXXIII, Nr. 5, 1900, S. 35.

4) K. Shibata und K. Miyake, Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. The Botanical Magazine, Tokyo, Vol. XXII, No. 261, 1908, p. 141.

zuschränken, was leicht begreiflich ist, wenn man bedenkt, daß die Vierteilung an das Wesen der Reduktionsteilung selbst geknüpft ist. Mit solchen pflanzlichen Objekten verglichen, hat es also nichts Auffälliges, daß die Insekten Rhodites rosae, Tentredinidae, Bacillus rossii zwei Richtungskörper bei Anlage ihrer „parthenogenetischen" Eier abgeben, daß bei den Blattläusen die Bildung der „parthenogenetischen" Eier von der Bildung nur eines Richtungskörpers begleitet wird, daß bei den „parthenogenetisch" Männchen erzeugenden Eiern des Rädertierchens Hydatina senta ein Richtungskörper, bei den Weibchen erzeugenden überhaupt kein Richtungskörper auftritt[1]).

Unter den Fällen, wo im Tierreich uns außer Eiern mit weiblicher Tendenz auch solche mit männlicher entgegentreten, müssen jene noch besonders hervorgehoben werden, in welchen diese Eier verschiedene Größe besitzen. Es sind das vornehmlich Eier, die in „parthenogenetische" Entwicklung eintreten, so bei gewissen Rädertierchen, bei der Blattlaus Phylloxera und einigen Schmetterlingen, wie Bombyx mori und Ocneria dispar, doch auch Eier, die der Befruchtung bedürfen, so die des Strudelwurms Dinophilus[2]) und der zu den Rochen gehörenden Raja batis[3]). Aus den größeren Eiern gehen bei diesen Tieren Weibchen, aus den kleineren Männchen hervor[4]). Das gilt auch für die befruchtungsbedürftigen Eier aus dieser Kategorie, die somit die Bestimmung über das Geschlecht der Nachkommen ganz an sich gerissen haben. Da letzteres den Spermatozoen in so vielen Fällen gelang, so ist nicht einzusehen, warum nicht auch die Eier unter Umständen zu einer solchen Leistung befähigt sein sollten. Bei den kleineren befruchtungsbedürftigen Eiern, aus welchen Männchen hervorgehen, könnte man sich vorstellen, ihre sexuelle Tendenz sei so geschwächt, daß sie der männlichen der Spermatozoen in allen Fällen unterliege, doch diese Annahme kann nicht auf die kleinen „parthenogenetischen" Eier passen, die ebenfalls Männchen den Ursprung geben. Soll

1) Diese Angaben aus dem Aufsatz von W. B. von Baehr, a. a. O., S. 315, 316.

2) Eugen Korschelt, Über Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 37, 1882, S. 332 ff.

3) John Beard, The Determination of Sex in Animal Development. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. XVI, 1902, S. 717.

4) Doch gibt M. Nußbaum an, daß bei den parthenogenetischen Eiern von Hydatina senta oft auch das umgekehrte Verhalten zu beobachten ist. Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 49, 1897, S. 337 und Zur Feststellung der Geschlechtszahlen bei den Rachenbremsen. Niederrh. Gesellsch., Naturwiss. Abt., 1909, II. Hälfte, A, S. 28.

ich aber solchen Beispielen gegenüber, meine für Metaphyten gewonnene Anschauung, daß der Pollen männlich, die Eier weiblich gestimmt seien, aufgeben? Ich glaube nicht, daß das nötig sei, ich halte vielmehr meine dort vertretene Ansicht als wohl begründet fest, ich betrachte sie auch weiter als jene, die den Weg, auf dem die geschlechtlichen Sonderungen im organischen Reiche fortgeschritten sind, in der ursprünglichen Form uns vorführt. Die viel mannigfaltigeren Bahnen, welche die Entwicklungsvorgänge im Tierreich eingeschlagen haben, veranlaßten dort auch sekundäre Abweichungen vom ursprünglichen geschlechtlichen Verhalten, Abweichungen, die sich erst in die allgemeinen Regeln der Sexualität fügen werden, wenn man sie als solche auffaßt.

Zu derartigen sekundären Abweichungen muß doch schlechterdings auch die Ausbildung so extrem verschiedener Samenfäden bei demselben Tier gehören, wie sie bei der Schnecke: Paludina vivipara und dem Spinner: Pygaera bucephala nachgewiesen sind[1]). Über die funktionelle Bedeutung dieser Erscheinung ist man nicht im klaren[2]). Bei Paludina ist die eine Art der Samenfäden, die haarförmige, nach dem gewöhnlichen Spermientypus gebaut, sie besitzt einen Kopf, in den, nach Friedrich Meves, „das sämtliche Chromatin des Spermatidenkerns“ übergeht; die andere Art, die wurmförmige, soll hingegen nur einen Teil der ihr „zukommenden Kernsubstanz“ erhalten. Bei Pygaera zeigt die eine Art der Samenfäden den gewohnten Bau, die andere wird als „vollständig kernlos“ angegeben[3]). Was einem Samenfaden ohne Kern für eine Rolle zufallen kann, will ich dahingestellt lassen. Über andere Fälle dimorpher Samenfäden ist bei Mollusken, Rotatorien, Arthropoden, Nemertinen, Amphibien, Vögeln und Säugetieren berichtet worden, wofür ich auf die Zusammenstellung bei John Beard[4]) verweise. Wie mannigfaltig an sich schon die Ausgestaltung der Samenfäden im Tierreich ist, wenn man sie mit den einfachen Verhältnissen des Pflanzenreichs vergleicht, kann man aus dem Vortrag

---

1) Friedrich Meves, Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung usw. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1902, S. 1.

2) Ebenda, S. 72 ff. Vgl. auch John Beard, a. a. O., S. 735 und auch Richard Hertwig, Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1905, S. 209.

3) Fr. Meves, a. a. O., S. 62.

4) A. a. O., S. 736.

von E. Korschelt: „Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen“, ersehen[1]).

Nicht überflüssig dürfte es sein, am Schluß dieser Erörterung noch darauf hinzuweisen, daß die Tendenz eines tierischen Eies, männliche Nachkommen zu erzeugen, es nicht daran hindert, eine sexuelle Anziehung auf die Spermatozoen zwecks der Befruchtung auszuüben.

Die von Erblichkeitsforschern gemachten Versuche, die Vererbung des Geschlechts den Mendelschen Regeln unterzuordnen, haben bisher widerspruchsvolle Ergebnisse gezeitigt. Sie verlangten vielfach die Aufstellung unerwiesener Hilfshypothesen, um sich diesen Regeln zu fügen, so die vielfach vorauszusetzenden selektiven Befruchtungen. Für mich steht vor allem fest, daß alle Merkmale einer Art, auch die Geschlechtsmerkmale, ebensogut in den beiden gesonderten Individuen einer diöcischen, wie in dem einen Individuum einer monöcischen, bezw. hermaphroditen Art vertreten sind. Sonst wäre es nicht möglich, daß an einer diöcischen Metaphyte, etwa der hier studierten *Mercurialis annua*, Blüten mit Geschlechtsorganen des entgegengesetzten Geschlechts gelegentlich auftreten. Dasselbe gilt für getrenntgeschlechtliche Tiere, die ausnahmsweise hermaphrodit werden, bei welchen man unter Umständen durch Kastrierung die Ausbildung der sekundären Charaktere des anderen Geschlechts anregen kann. Im besonderen hatte seinerzeit Alfred Giard[2]) die Wirkung der „Castration parasitaire“ beschäftigt und er stellte auf Grund eigener und fremder Beobachtungen die Fälle zusammen, wo ein solcher Einfluß der Parasiten im Auftreten entgegengesetzter sekundärer Geschlechtsmerkmale sich geltend machte. Das konnte sogar auf die eine Körperseite beschränkt bleiben, wenn einseitig nur die parasitäre Kastrierung stattgefunden hatte, und „gynandromorphe“ Individuen hervorbringen, wie sie J. Pérez[3]) an Bienen der Gattung Andrena, die von parasitischen Stylopidenlarven befallen waren, beobachtet hat. Besonders lehrreich ist ein Fall, über den F. Braem[4]) berichtet. Aus dem Kopfende

1) Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1906, S. 73.

2) La castration parasitaire. Nouvelles recherches, Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, III. sér., 1. annèe, 1888, p. 12.

3) Des effets du parasitisme des Hylops sur les Apiaires du genre Andrena 1886, erschienen 1888.

4) Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1894, S. 213.

eines mit legereifen Eiern erfüllten Weibchens des Borstenwurms Ophryotrocha puerilis, den er durch einen Querschnitt vom Schwanzstück abtrennte, wurden sieben Aftersegmente regeneriert und in diesen das Geschlecht geändert. Aus dem allen muß geschlossen werden, wie ich es seinerzeit schon getan[1]), und wie es auch von andrer Seite schon mehrfach geschehen ist, daß die geschlechtlichen Merkmalpaare bei einer getrenntgeschlechtlichen, wie bei einer hermaphroditen Art, nicht durch Erbeinheiten gebildet werden, die aus verschiedenen, sondern von solchen, die aus homologen Merkmalen bestehen. Es sind somit zu einem Paar nicht etwa gegensätzliche Merkmale der beiden Geschlechter vereint, sondern die homologen Merkmale desselben Geschlechts, genau so, wie es bei sonstigen Erbeinheiten der Species der Fall ist. Bei der Reduktionsteilung werden somit auch die sämtlichen sexuellen Merkmale der Species auf die Nachkommen verteilt, ob diese nun hermaphrodit oder diöcisch sind. Bei Hybriden verhalten sich die von sexuellen Merkmalen gebildeten Allelomorphen demgemäß auch nicht anders, als die aus vegetativen Elementen zusammengesetzten und folgen wie letzte bei ihrer Spaltung der Mendelschen Regel. Ob aber die Anlage, die sie vorstellen, in den Nachkommen zur Ausbildung gelangen wird, darüber entscheiden bei Diöcisten nicht nur, wie für die rein vegetativen Merkmale, Dominanz, Rezessivität und etwaige Korrelationen, sondern die geschlechtliche Tendenz. Diese Tendenz ist ein besonderer Faktor, der die Auslösung besorgt und die Merkmale des betreffenden Geschlechts zur Äußerung in Entwicklungsvorgängen anregt. Über die stoffliche Natur dieses Faktors geben uns die diöcischen Pflanzen bisher keine Auskunft. Haben wir von den bei den Arthropoden entdeckten Heterochromosomen Auskunft über diesen geschlechtlichen Faktor zu erwarten? Daß diese Heterochromosomen in ihrem Verhalten von den Chromosomen in mancher Beziehung abweichen, steht fest. Daß sie Träger der Erblichkeit sein sollten, läßt sich schwer in solchen Fällen vorstellen, wo ein unpaares Heterochromosom bei der Reduktionsteilung nur einem Tochterkern zufällt. Man müßte denn Zuflucht bei der Annahme suchen, daß der betreffende Organismus über mehr als einen Chromosomensatz verfügt[2]), und daß in andrer Weise für die Übertragung aller Erbeinheiten auf die Produkte der Reduktionsteilung gesorgt

---

1) Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. 1905, S. 59.

2) Vgl. hierzu meinen Aufsatz: Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100, 1910, S. 398.

ist. Überzähligen Chromosomen könnte da die alleinige Aufgabe, nur noch über das Geschlecht zu bestimmen, überwiesen worden sein. E. B. Wilson[1]) hat Versuche gemacht, tiefer in die sexuelle Rolle dieser Heterochromosomen einzudringen. Auf die Menge des Stoffes, der sie bildet, könne es nicht allein ankommen, denn bei dem Hemipteren Nezara hilaris[2]) erhalten auch die Samenfäden, wie die Eier, zwei gleich große Heterochromosomen. Es ist also kein Unterschied in der Quantität der Heterochromosomensubstanz zwischen Männchen und Weibchen bei Nezara hilaris vorhanden, und doch weist sie Männchen und Weibchen auf, wie andere Arten von Hemipteren, bei welchen solche Unterschiede bestehen. Es erscheint somit E. B. Wilson die Hypothese annehmbar, daß ein physiologischer oder funktioneller Faktor vorliege, der die Spermatozoen in Männchen- bezw. Weibchen erzeugende scheidet, ohne Rücksicht auf die Größe der Heterochromosomen und daß die morphologischen Abweichungen, die sich in bestimmten Fällen eingestellt haben, durch vorausgegangene funktionelle Unterschiede veranlaßt worden seien[3]). Wie ich schon einmal berührte, läßt die Vorstellung, die ich selbst über den geschlechtsbestimmenden Faktor mir gebildet habe, sehr wohl an diese E. B. Wilsonsche Hypothese sich anschließen. Hingegen ist es ein anderer Faktor, den Th. Boveri[4]) für maßgebend bei der Geschlechtsbestimmung hält, denn seiner Ansicht nach, soll es ein Mehr an Chromatin, der „Chromatinbestand“ der Geschlechtszellen sein, der für das Geschlecht entscheidend sei. Veranlaßt wird seine Annahme durch Beobachtungen, die F. Baltzer über Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus im Würzburger Zoologischen Institut anstellte[5]). F. Baltzer fand, daß den Samenfäden dieser Seeigel ein übereinstimmender „Chromatinbestand“ zukommt, daß es hingegen zweierlei Eier gibt. Zwar führen auch alle Eier 18 Chromosomen wie die Samenfäden, doch nur ein Teil der Eier stimmt in seinem Chromatinbestand ganz mit den Samen-

---

1) Studies on Chromosomes, III. The sexual differences of the Chromosom-groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. The Journal of Experimental Zoology, Vol. III, 1906, p. 24 ff.

2) Studies on Chromosomes, I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera. Ebenda, Vol. II, 1905, p. 382 und in dem zuvor zitierten Aufsatz, S. 20.

3) A. a. O., S. 34.

4) Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechts-Bestimmung. Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. in Würzburg, Jahrg. 1908/09, Sonderabzug S. 4, 9.

5) Archiv für Zellforschung, Bd. II, 1909, S. 549.

fäden überein, während die anderen Eier ein Chromosom von spezifischer Gestalt besitzen, dem bei Strongylocentrotus lividus die Form eines kurzen Hakens, bei Echinus microtuberculatus die eines kleinen Hufeisens zukommt. In den Eiern, denen diese spezifisch gestalteten Chromosomen abgehen, müssen sie durch stäbchenförmige vertreten sein. Die Befunde bei den Insekten machen es F. Baltzer „nicht unwahrscheinlich", daß mit dieser Verschiedenheit der Eikerne die Bestimmung des Geschlechts zusammenhängt. Eier mit kleinen Haken oder Hufeisen werden zu Weibchen; Eier ohne diese zu Männchen. Die sehr sorgfältigen F. Baltzerschen Beobachtungen erstrecken sich für Strongylocentrotus über 106 Eier, davon 45 mit, 61 ohne Haken[1]), für Echinus über 63 Eier, davon solche mit den unpaaren kleinen Hufeisen 23, ohne dieses 40. Diese Zahlen sind, wie F. Baltzer selbst hervorhebt, nicht hoch. Bei den in Betracht kommenden Seeigeleiern handelt es sich augenscheinlich um echte Chromosomen, die sich nur durch ihre Krümmung von den andern unterscheiden. Daher ich nicht ohne weiteres ihren Vergleich mit den Heterochromosomen der Insekten, die ich nicht für echte Chromosomen halte, zugeben möchte. Daß die mit den betreffenden Chromosomen ausgestatteten Eier Weibchen liefern, wird aber nur auf Grund des mit den Insekten gezogenen Vergleichs erschlossen. Daß zu dem sich krümmenden Chromosom des Eies als Paarling ein sich nicht krümmendes des Spermatozoons gehört, müßte in irgend welcher Weise die Kernplatte der Reduktionsspindel verraten. Im besonderen würde dies bei beginnendem Auseinanderziehen der in Paaren vereinigten homologen Chromosomen sich bemerklich machen. Nach F. Baltzers Angaben, und das stimmt mit meinen Erfahrungen bei Pflanzen überein, sind Krümmungen, welche Chromosomen in Meta- und Anaphasen erfahren, die Folge davon, daß sie von den Zugfasern der Spindel nicht an ihrem Ende, sondern an der späteren Krümmungsstelle erfaßt wurden. Dann müßte aber in dem Paar, das nur ein gekrümmtes Chromosom liefert, dieses eine andere Insertion der Spindelfasern als sein Partner zeigen. Es sei denn, daß sie sich überhaupt nicht zu einem Paar vereinigt hätten. Jedenfalls müssen diese Dinge noch klargelegt werden, bevor dieser isolierte Fall in die Diskussion des sexualen Problems in richtiger Weise eingreifen kann. — Th. Boveri[3])

1) A. a. O., S. 589.
2) A. a. O., S. 592.
3) A. a. O., S. 8.

legt vor allem Gewicht darauf, daß das stäbchenförmige Chromosom in dem zum Männchen bestimmten Ei kleiner sei, als das Hakenchromosom der Weibchen liefernden Eier, daß somit „das befruchtete Ei, aus dem das Weibchen hervorgeht, mehr Chromatin besitzt, als dasjenige, aus dem ein Männchen entsteht“[1]. Er kann mit dieser Auffassung an solche Insekten anknüpfen, wo die Eier, die mehr Chromatin erhalten, ebenfalls zu Weibchen werden, muß aber dabei, wie er selbst in einer Anmerkung[2] zugibt, von demjenigen Typus bei Insekten absehen, wo das Heterochromosomenpaar im Männchen ebenso aussieht, wie im Weibchen. — Zudem kommt neuerdings eine Angabe von Fernandus Payne[3], daß bei der Wanze Acholla multispinosa die über das weibliche Geschlecht entscheidenden Spermatozoen zwar fünf Heterochromosomen, die über das männliche entscheidenden nur ein einziges Heterochromosom erhalten, letzteres aber an Masse die fünf anderen überbietet, das Mehr an „Chromatin“ hier somit den Männchen zufällt.

Für unsere Auffassung von einem besonderen, von den Erbeinheiten verschiedenen und deren Tätigkeit nur auslösenden sexuellen Stoff, läßt sich wohl auch geltend machen, daß bei den höher organisierten Wesen es eine ganze Summe verschiedener, primärer und sekundärer sexueller Merkmale ist, deren Aktivierung durch eine gemeinsame Ursache veranlaßt wird.

Für *Mercurialis annua*, wie für andere diöcische Angiospermen, suchten wir es wahrscheinlich zu machen, daß die Entscheidung über die sexuelle Tendenz bei der Reduktionsteilung der männlichen Gonotokonten nicht in einer Trennung von männlich und weiblich, sondern nur von stärkerer und schwächerer männlicher Potenz bestehe. Von einer Spaltung von Merkmalpaaren sei dieser Vorgang unabhängig. Die gleiche Unabhängigkeit von solcher Spaltung muß ihm bei diöcischen Kryptogamen zukommen, die ihr Geschlecht bei der Reduktionsteilung der Gonotokonten tatsächlich in männlich und weiblich spalten. Das lehren ganz unzweifelhaft die diöcischen Moose. In ihren Sporenmutterzellen trennt sich während der Reduktionsteilung die sexuelle Tendenz in Richtung der beiden Geschlechter. Das verhindert die männlichen und weiblichen Nachkommen nicht, die Merkmale des entgegengesetzten

1) A. a. O., S. 7, 9.

2) A. a. O., S. 8.

3) The Chromosomes of Acholla multispinosa. Biol. Bull., Vol. XVIII, No. 4, 1910, p. 174.

Geschlechts gelegentlich zur Schau zu tragen. Ich habe schon früher auf Literaturangaben hingewiesen[1]), aus denen hervorzugehen scheint, daß die Weibchen gewisser Laubmoose Zwergmännchen den Ursprung geben können. Bei dem diöcischen Lebermoos *Preissia commutata* sind mit Bestimmtheit von verschiedenen Forschern[2]) monöcische Individuen beobachtet worden, die männliche und weibliche Receptakula auf ihrem Thallus vereinigten, bezw. beiderlei Geschlechtsorgane auf demselben Receptakulum aufzuweisen hatten. Ähnliche Angaben machte vor kurzem A. Ernst[3]) für einzelne Arten der javanischen, ebenfalls den Marchantiaceen angehörenden Dumortieren[4]) und neuerdings E. M. Cutting für eine nicht näher bestimmbare Art von *Marchantia*[5]). Bei den zuvor angeführten Laubmoosen und zwar *Camptothecium lutescens, Homalothecium fallax* und *Fissidens bryoides*, sollen, nach ihrem Beobachter H. Philibert[6]), die Zwergmännchen älteren, unteren Teilen weiblicher Pflänzchen entsprossen. Nicht anders bei unserer *Mercurialis annua*, von der wir angaben, daß sie erst in späteren Altersstadien Blüten des entgegengesetzten Geschlechts erzeuge. Das erinnert an ähnliche für das Tierreich gemachte Angaben, die über das Auftreten sekundärer Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts an alternden Individuen berichten. Die Tendenz, die über das Geschlecht bestimmte, hat sich in solchen Fällen mit zunehmendem Alter abgeschwächt, und reicht nicht mehr aus, um die Erbeinheiten, welche die sexuellen Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts bedingen, an ihrer Außerung zu hindern. Also überall stellen sich Analogien im sexuellen Verhalten der Vertreter beider organischer Reiche ein.

Daß übrigens auch bei monöcischen Moosen, nachdem im haploiden Gametophyt jene sexuelle Scheidung erfolgt ist, die sich

---

1) Chromosomenzahlen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 555.

2) Vgl. im besonderen H. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, VI. Heft. Die Marchantieen, 1881, S. 112. Ganz neuerdings Anne A. Townsend, An hermaphrodite Gametophore in Preissia commutata. Bot. Gazette, Vol. XXVIII, 1899, p. 359.

3) Untersuchungen über Entwicklung, Bau und Verteilung der Infloreszenzen von *Dumortiera*. Ann. du jard. bot. d. Buitenzorg, 2. Sér., Vol. VII, 1908, S. 179.

4) Für die Dumortieren reichen ähnliche Angaben bis 1834 und 1836 zurück. Th. Taylor, De Marchantieis. Trans. Linn. Soc., Vol. XVII, p. 375 und Mackays Flora Hiberniae, Vol. II, p. 54.

5) On androgynous Receptacles in *Marchantia*. Annal. of Bot., Vol. XXIV, 1910, p. 349.

6) Les fleurs mâles du *Fissidens bryoides*. Revue bryologique, 1883, p. 65.

bei der Anlage von Antheridien und Archegonien äußert, damit nicht an die Längsspaltungen der Chromosomen etwa geknüpfte Merkmalscheidungen sich vollzogen haben, das lehren solche Fälle, in welchen doppelgeschlechtliche Geschlechtsorgane beobachtet worden sind, Gebilde, halb Archegonien und halb Antheridien[1]). Und, um gleich den anderen extremen Fall anzuführen, so hat B. Nemec in petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* eine Seite der Pollenanlagen zu Säcken auswachsen sehen, die sich in ihren Bildungsvorgängen wie Embryosäcke verhielten[2]), während M. T. Masters[3]) bei *Rosa arvensis*, S. J. Salter[4]) bei *Passiflora palmata*, M. Molliard[5]) bei *Petunia hybrida*, K. Goebel[6]) bei *Begonia*, um nur diese Fälle anzuführen, in Samenanlagen verbildeter Blüten Pollenkörner an Stelle des Embryosackes nachweisen konnten. Als weiteres Beispiel letzterer Art kommt noch jene merkwürdige weiblich-männliche *Mercurialis annua*-Pflanze hinzu, die ich in diesem Aufsatz geschildert habe und die in meinen Versuchen die Nr. XVI trug. Also was in der haploiden Generation der Moose, vermag sich auch in der diploiden angiospermer Phanerogamen nach vollzogener sexueller Trennung einzustellen, ein Beweis dafür, daß in den Kernen der Geschlechtsorgane die entsprechende sexuelle Tendenz zwar vorherrscht, aber die Gesamtmerkmale beider Geschlechter vertreten sind. Neuerdings gelang es Charles H. Shattuck[7]), auch auf experimentellem Wege die monöcische *Marsilia quadrifolia* zur Bildung von Makrosporen in ihren Mikrosporangien zu veranlassen. In den Sporokarpien dieser Pflanzen stellen sich die Anlagen von Makrosporangien zuerst ein; wurden nun diese Anlagen durch schädigende Kultureinflüsse zerstört und die Pflanzen hierauf unter günstigen Bedingungen weiter gezogen, so suchten die dann auftretenden Mikrosporangien die

---

1) Vgl. K. Goebels Organographie, 1898, S. 243 und G. M. Holferty, The Archegonium of *Mnium cuspidatum*. Bot. Gazette. Vol. XXVII, 1904, p. 115.

2) Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis*. Bull. intern. de l'Acad. des sc. de Bohême, 1898.

3) On polliniferous ovules in a Rose. Journal of Botany, 1867, p. 318.

4) On a sexual monstrosity, consisting in the development of polliniferous ovules. Transact. of the Linn. Soc., Vol. XXIV, 1863, p. 143.

5) Note sur les particularités que présentent les fleurs doubles du *Petunia hybrida*. Bull. de la soc. bot. de France, Vol. 40, 1893, p. 332.

6) Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII, 1886, S. 246.

7) The origin of heterospory in *Marsilia*. Bot. Gazette, Vol. XLIX, 1910, p. 19 ff.

fehlenden Makrosporen durch entsprechende Abänderung der in ihrem Innern sich abspielenden Entwickelungsvorgänge zu ersetzen. — Andererseits hat Georg Klebs durch geeignete Kulturmethoden künstliche Verbildungen der hermaphroditen Blüten von *Sempervivum Funkii* erzielt[1]), mit Antherenanlagen an den Plazenten der verschiedenen Zwischenformen von Staubblatt und Carpell. Diese Antherenanlagen standen neben typischen Samenanlagen an den nämlichen Plazenten. Bis zur Erzeugung von Pollenkörnern brachten sie es nicht. Oft durchdrangen sich aber Gestalt und Bau der männlichen und weiblichen Organe auffällig in diesen Gebilden.

Die sexuelle Tendenz als besonderer, auslösender Faktor entscheidet somit darüber, daß bei hermaphroditen Wesen an denselben Individuen, bei diöcischen an verschiedenen Individuen, die Tätigkeit der das Geschlecht kennzeichnenden Erbeinheiten angeregt wird. Unterbleibt die Aktivierung der Erbeinheiten des einen Geschlechts, so äußert sich eben nur das andere. Daß es sich hierbei um etwas anderes handelt, als um Dominanz und Rezessivität der gegebenen Erbeinheiten, das lehrt vor allem auch der Umstand, daß die ursprüngliche sexuelle Sonderung sich im Soma der haploiden Generation, also ohne Reduktionsteilung und auch ohne daß homologe Paare von Chromosomen für Spaltungsvorgänge von Merkmalen zur Verfügung gestanden hätten, vollzog. Diese primäre sexuelle Sonderung mußte auch naturgemäß der Befruchtung vorausgegangen sein, also dem Vorgang, der den diploiden Zustand der Chromosomen schuf, auf den naturgemäß auch erst die Reduktionsteilung folgte, um den haploiden Zustand wieder herzustellen. Daß die sexuellen Scheidungen an die Reduktionsteilungen geknüpft wurden, konnte erst sekundär geschehen. Um an die Moose nochmal anzuknüpfen, so treten in den haploiden Kernen des Gametophyts bei monöcischen Arten die beiden sexuellen Tendenzen ohne Reduktionsteilung in Tätigkeit, um Antheridien und Archegonien zu erzeugen. Erst bei den diöcisch gewordenen Moosen ist diese Scheidung in die Sporenmutterzellen verschoben und an die Reduktionsteilung geknüpft worden. Der Vorgang der Reduktionsteilung gibt augenscheinlich einen geeigneten Anknüpfungspunkt für eine solche Scheidung ab, sonst würde sie nicht durchweg bei Metazoen diesem Vorgang angeschlossen worden sein. Doch handelt es sich dabei

1) Über künstliche Metamorphosen. Abh. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle, Bd. XXV, 1906, Sonderabzug S. 53.

nur, was man sich stets vergegenwärtigen sollte, um eine Vereinigung ursprünglich getrennter Dinge. Die Berücksichtigung dieser Tatsache wird vielleicht zur Klärung der Erscheinungen, die uns bei der Vererbung der an das Geschlecht geknüpften Merkmale entgegentreten, beitragen können.

Die sexuelle Differenzierung schuf bei ihrem Auftreten, das unzählige Male in der Phylogenie des organischen Reichs sich wiederholte, zunächst, so läßt sich annehmen, Geschlechtsprodukte, die einander in ihrem Bau entsprachen. Für solche Geschlechtsprodukte schlug ich im Jahre 1877, im Anschluß an meine Untersuchung der *Acetabularia* [1]), die Bezeichnung Gameten vor.

Als das ursprünglichste Verhalten von Gameten kann ein solches gelten, wie es von Georg Klebs [2]) für die Protococcacee *Chlorochytrium Lemnae* beschrieben wird, wo die Gameten desselben Gametangiums miteinander kopulieren. Ein Schritt weiter dürfte zu einer Verschiedenheit der an demselben Individuum erzeugten Gametangien geführt haben, einer Verschiedenheit, die sich nicht im Bau, hingegen in der sexuellen Stimmung der Produkte offenbart. Letztere wird kenntlich durch die chemotaktische Wirkung, welche die den verschiedenen Gametangien entstammenden Gameten aufeinander ausüben. Ein Beispiel hierfür geben bei Zygnemaceen solche Aplanogameten ab, deren Vereinigung sich mit Hilfe von Kopulationskanälen vollzieht, durch welche die aufeinander folgenden, als Gametangien funktionierenden Zellen desselben Fadens sich verbinden. Daß nicht nur solche aufeinander folgende Gametangien desselben Fadens, sondern auch die verschiedener Fäden bei der Zygnemacee *Mougeotia mirabilis* miteinander zu kopulieren vermögen [3]), ist leicht verständlich, da auch die Gametangien verschiedener Fäden, bei entgegengesetzter sexueller Stimmung, geneigt sein müssen, sich zu vereinigen. Kopulationen zwischen sexuellen Produkten desselben Individuums müssen unter allen Umständen das Primäre gewesen sein, da, wie ich schon einmal betonte, die Diöcie erst durch eine nachträgliche Verknüpfung der Trennung sexueller Tendenzen mit der Reduktionsteilung ermöglicht wird, Befruchtung aber der Reduktionsteilung notwendigerweise vorausgeht. Aus ursprünglich

---

1) Acetabularia mediterranea, Teil II. Bot. Ztg., Bd. 35, S. 756.

2) Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg., 1881, S. 253.

3) Vgl. hierzu Friedrich Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, 1904, S. 64.

einander gleichenden, am nämlichen Individuum erzeugten Gametangien und aus gleich gebauten, doch sexuell verschieden gestimmten Gameten, müssen bei Chlorophyceen, im weiteren Verlauf der phylogenetischen Entwickelung, jene monöcischen Arten hervorgegangen sein, die verschieden gebaute Gametangien mit verschieden gebauten, als Spermatozoen und Eier unterscheidbaren Gameten aufweisen. Diese auch in der Gestaltung sich kennzeichnende sexuelle Diffierenzierung der Gameten hat sich unabhängig in fast allen Abteilungen des Algenreiches bei fortschreitender phylogenetischer Entwickelung vollzogen und veranlaßte dementsprechend auch eine verschiedene Ausgestaltung der Gametangien als Antheridien und Oogonien. Daß die Monöcie bei allen Algen als das Primäre aufzufassen ist, kann ich nicht bezweifeln, wie denn die Ableitung der Diöcie aus der Monöcie sich stets leicht vollziehen konnte, während die Ableitung der Monöcie aus der Diöcie meist auf überaus große Schwierigkeiten stoßen müßte. Daß die Fähigkeit der vom nämlichen Individuum erzeugten Geschlechtsprodukte, sich im Befruchtungsakt zu vereinigen, auch weiter als das Erstgegebene aufzufassen sei, die Unfähigkeit dies zu tun, als eine sekundäre Einrichtung, ist sicherlich anzunehmen. Bei Algen fehlt zwar fast durchweg der direkte Nachweis für diese Behauptung, denn auch Friedrich Oltmanns vermag für Selbstbefruchtung als gesicherte Fälle nur die Zygnemaceen und *Vaucheria* anzuführen, doch steht anderseits fest, daß die Fähigkeit der Selbstbefruchtung eine fast allgemeine Eigenschaft selbst der Phanerogamen bildet. Das festzustellen ist bei letzteren leicht, schwieriger hingegen bei Kryptogamen, deren Verhalten in dieser Beziehung demgemäß einer weiteren Erforschung bedarf.

Bei einer solchen isogamen Alge, wie *Ulothrix zonata*, hatte die Diöcie, als sie sich einstellte, nichts als die sexuelle Tendenz zu trennen, keine sichtbar sich äußernden sexuellen Merkmale. Der sexuelle Gegensatz der Gameten, die in männlichen und weiblichen Fäden einer *Ulothrix zonata* erzeugt wurden, gibt sich nur in der chemotaktischen Anziehung kund, die sie aufeinander ausüben. Dann kam die Verschiedenheit in der Ausgestaltung der Spermatozoen und Eier, Antheridien und Oogonien, hinzu und dem fügten sich nach und nach die sekundären Geschlechtsmerkmale an. Da bin ich denn geneigt, anzunehmen, daß es die ur-

1) A. a. O., Bd. II, 1905, S. 58.

sprüngliche, irgend wie substantiell begründete, an die Reduktionsteilung in der Zygote einer isogamen Pflanze geknüpfte sexuelle Scheidung sei, deren substantielle Wirkungssphäre sich späterhin erweitert. Zunächst hat sie nur über den chemotaktischen Gegensatz der erzeugten Geschlechtsprodukte zu bestimmen, dann dehnt sich ihr Einfluß in demselben Verhältnis aus, wie die Zahl der an den geschlechtlichen Gegensatz geknüpften Merkmale wächst, sie löst die Vorgänge aus, die zu ihrer Ausbildung führen.

Das macht sich vorerst in der ursprünglich haploiden Generation geltend, dann auch in der diploiden, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus der Zygote hervorgeht. Ist Diöcie nur in der haploiden Generation vorhanden, wie bei diöcischen Moosen, so äußern sich an ihr nur die Gegensätze. So etwa bei Marchantiaceen in der verschiedenen Ausgestaltung der Antheridienstände und der Archegonienstände, bei den Laubmoosen in den abweichenden Formungen der Hüllblätter um die Geschlechtsorgane, auch darin, daß die Männchen vielfach kleiner und einfacher organisiert als die Weibchen sind. Bei den heterosporen Gefäßkryptogamen, die naturgemäß getrenntgeschlechtlich in ihrer haploiden Generation sein müssen, prägen sich die Unterschiede zwischen den die Spermatozoen und den die Eier erzeugenden Gametophyten immer stärker aus. Dieses Verhalten erreicht seinen Höhepunkt bei den Phanerogamen und ist mit einer fortschreitenden Reduktion des Körpers des Gametophyten verbunden. Wo nun die sexuelle Scheidung sich auch auf den Sporophyten erstreckte, wie das bei den diöcischen Phanerogamen der Fall ist, werden mit dem Geschlecht die sekundären Geschlechtsmerkmale auf verschiedene Individuen verteilt. Die höchste Ausgestaltung haben diese sekundären Geschlechtsmerkmale im Pflanzenreich bei den Angiospermen, in Beziehung zu den mannigfaltigen Bestäubungsvorrichtungen erlangt. Bei den hermaphroditen, monöcischen, andro- und gynomonöcischen Individuen erfolgte durch die in demselben Individuum vereinigten beiden sexuellen Tendenzen zugleich mit der Aktivierung des Geschlechts auch die der zugehörigen sekundären Geschlechtsmerkmale. Letztere bleiben unter der Herrschaft der sexuellen Auslösung auch in den Diöcisten, nicht selten dann noch verstärkt durch das Hinzukommen habitueller Merkmale, die ein frühzeitiges Unterscheiden der Männchen und Weibchen zulassen.

Im Tierreich dehnte sich das Gebiet der sekundären, in ihrer Äußerung von der Aktivierung durch die gegebene sexuelle Tendenz

abhängigen Merkmale noch viel weiter aus. Einen überaus lehrreichen Fall dieses Zusammenhanges, der experimentelle Behandlung erfuhr, behandelt der soeben erschienene Aufsatz von J. C. H. de Meijere: „Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von Papilio Memnon L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale"[1]). Dieser tropische Schmetterling zeigt einen auffälligen Polymorphismus. Auf Java gehören zu nur einer Form Männchen, drei verschiedene Formen von Weibchen. Die Befruchtung einer Weibchenform liefert in der Nachkommenschaft aber nicht nur diese, sondern auch noch eine zweite der vorhandenen Weibchenformen. Die sekundären Geschlechtsmerkmale dieses von ihrer Mutter abweichenden Weibchens, müssen also in den Männchen unsichtbar vorhanden gewesen sein. Daraus schließt J. C. H. de Meijere[2]), daß das männliche und das weibliche Kleid bei dem in Betracht kommenden Schmetterlinge durch ganz voneinander gesonderte Determinantenkomplexe vertreten sein müsse, so daß jedes Exemplar zwei Determinanten des männlichen und zwei des weiblichen Kleides besitzt. Das Geschlecht entscheidet über das sichtbar werdende Kleid. Das läßt sich sehr wohl mit den in dieser Arbeit vertretenen Ansichten in Einklang bringen.

Bei meinen Versuchen mit diöcischen Pflanzen, über die ich 1900 berichtete[3]), gelang es mir nicht durch Veränderung der äußeren Einflüsse, selbst extremster Art, ihr Geschlecht zu beeinflussen. Das war auch Eduard Pflüger bei Fröschen nicht gelungen[4]), „Doch damit ist nicht gesagt", schrieb ich damals nieder[5]), „daß es nicht doch einmal bei Metaphyten oder Metazoen gelingen sollte, diesen Widerstand zu brechen". Die Vorstellung einer solchen Möglichkeit war bei mir damals schon veranlaßt durch die Erkenntnis, daß die Merkmale der beiden Geschlechter in den Kernen der Diöcisten vertreten seien[6]). Angaben über Beeinflussung des Geschlechts durch äußere Einwirkungen lagen in damaliger Zeit im wesentlichen nur für das Rädertierchen Hydatina senta vor und be-

1) Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. III, 1910, S. 161.

2) A. a. O., S. 177.

3) Biologisches Centralblatt, Bd. XX, 1900, S. 766.

4) Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXIX, 1882, S. 25.

5) A. a. O., S. 781.

6) A. a. O., S. 772.

ruhten auf Versuchen von E. Maupas[1]) und M. Nußbaum[2]). Seitdem haben sich solche Angaben bedeutend vermehrt und im besonderen ist es das zoologische Institut in München[3]), das dieses Problem durch Versuche fördert. Ich beabsichtige nicht, die vorhandenen Angaben hier zu erörtern, will nur bemerken, daß die Ergebnisse auch dieser meiner Arbeit in keinerlei Gegensatz zu den behaupteten Erfolgen solcher Geschlechtsbeeinflussung stehen. Im besonderen hatte mir vor zehn Jahren schon imponiert[4]), daß es dem Pilz *Ustilago violacea* gelingt, die Bildung der männlichen Geschlechtsorgane in weiblichen Blüten der diöcischen Melandrien auszulösen. Die Angabe, daß dem so ist, fand auch in dieser Arbeit, trotz des Einspruchs von G. H. Shull, ihre Bestätigung. Der Pilz dringt eben bis in die embryonalen Gewebe der Blütenanlagen vor und vermag sie, wohl durch ein Ferment, zu beeinflussen. Experimentelle Versuche, ähnliche Wirkungen zu erzielen, könnten Erfolg haben, wenn es gelänge, den embryonalen Geweben mit entsprechenden Reizen beizukommen.

Um die Orientierung in der vorliegenden Arbeit zu erleichtern, lasse ich hier eine Inhaltsübersicht mit gleichzeitiger Angabe der hauptsächlichsten Ergebnisse folgen.

---

1) Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Comptes rendus de l'Acad., Paris, 14. Sept. 1891.

2) Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 49, 1897, S. 227.

3) Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1905, S. 186.

4) A. a. O., S. 657.

Bonn, Ende Juli 1910.

Figuren-Erklärung.

Als Fixierungsmittel dienten Chromosmiumessigsäure, oder Chromosmiumsäure, oder Alkohol-Eisessig. Die Färbungen wurden mit Eisenhämatoxylin, oder Safranin-Gentiana-Orange oder Malachitgrün-Säurefuchsin, oder Karmin-Lichtgrün ausgeführt.

Die Figuren 1—39 beziehen sich auf *Melandryum rubrum*.
Fig. 1—10 aus Pollenmutterzellen. Fig. 11—13 aus jungen Pollenkörnern, Fig. 14 u. 15 reife Pollenkörner, Fig. 16 ihr Inhalt.

Tafel IX.

Fig. 1. Reduktionsspindel in Seitenansicht. Vergr. 1600.

Fig. 2. Die Kernplatte einer solchen Reduktionsspindel in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 3, 4. Beginnende Trennung der die Gemini bildenden Chromosomen. Vergrößerung 1600.

Fig. 5. Anaphase der Reduktionsteilung. Vergr. 1600.

Fig. 6. Ein Tochterkern in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 7. Die homöotypische Teilung. Kernspindel in Seitenansicht und Kernplatte in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 8. Die Kerntetrade vor Bildung der Scheidewände. Vergr. 1600.

Fig. 9. Die junge Tetrade mit bereits abgerundeten Pollenkörnern. Vergr. 1600.

Fig. 10. Teil eines jungen Pollenkorns mit generativer Zelle und vegetativem Kern. Vergr. 1600.

Fig. 11 und 12. Die Nukleoli des generativen und vegetativen Kerns ebensolcher Pollenkörner. Vergr. 1600.

Fig. 13 bis 15. Reife Tetraden frei aneinander liegender, einer Pollenmutterzelle entstammender Pollenkörner. Vergr. 400.

Fig. 16. Die beiden generativen Zellen und der vegetative Kern an einem reifen Pollenkorn. Vergr. 1600.

Fig. 17 bis 24 Embryosackmutterzelle, Fig. 25 bis 28 Embryosack,
Fig. 29 bis 33 Befruchtungsvorgang und Keimanlage.

Fig. 17 bis 19. Prophasen im Reduktionskern einer Embryosackmutterzelle. Vergrößerung 1600.

Fig. 20. Diakinese im Reduktionskern der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1600.

Fig. 21. Kernspindel mit Reduktionskernplatte. Vergr. 1600.

Fig. 22. Anaphase der Reduktionsteilung. Vergr. 1600.

Fig. 23. Dieser Teilungsschritt vollendet. Vergr. 1600.

Fig. 24. Die homöotypische Kernspindel in der unteren Tochterzelle. Der Kern der oberen Tochterzelle im Stadium der Diakinese verharrend. Vergr. 1600.

Fig. 25. In *a* Embryosackanlage, ihre Schwesterzellen verdrängend. Vergr. 400. In *b* der Kern der Embryosackanlage. Vergr. 1600.

Fig. 26. Embryosackanlage mit zwei Kernen. Vergr. 1600.

Fig. 27. Junger Eiapparat. Vergr. 1600.

Tafel X.

Fig. 28. Reifer Eiapparat, unter ihm der sekundäre Embryosackkern. Vergr. 1600.

Fig. 29 bis 32. Spermakern und Eikern in aufeinanderfolgenden Stadien der Vereinigung. Vergr. 1600.

Fig. 33. Zweizellige Keimanlage. Vergr. 1600.

Fig. 34 bis 39 aus Wurzelquerschnitten.

Fig. 34. Teil eines Wurzelquerschnitts. Weibliche Pflanze. Vergr. 400.

Fig. 35 und 36. Kernplatten aus einem Wurzelquerschnitt. Weibliche Pflanze. Vergr. 1600.

Fig. 37 bis 39. Kernplatten und Kernspindel aus einem Wurzelquerschnitt. Männliche Pflanze. Vergr. 1600.

Die Figuren 40 bis 49 beziehen sich auf *Cannabis sativa*.

Fig. 40 bis 47 aus Pollenmutterzellen.

Fig. 40 und 41. Reduktionskernspindeln in Seitenansicht. Vergr. 1600.

Fig. 42. Reduktionskernplatte schräg von oben. Vergr. 1600.

Fig. 43. Reduktionskernplatte etwas schräg von der Seite. Vergr. 1600.

Fig. 44. Beginn der Anaphase der Reduktionsteilung. Vergr. 1600.

Fig. 45. Fortgeschrittene Anaphase. Vergr. 1600.

Fig. 46. In *a* die obere, in *b* die untere der beiden Tochteranlagen, die aus der Reduktionsteilung hervorgingen. Die Achse der Teilungsfigur stand senkrecht. Vergr. 1600.

Fig. 47. Die Kerntetrade vor Anlage der Scheidewände. Vergr. 1600.

Fig. 48 und 49 aus Wurzelquerschnitten.

Fig. 48. Kernplatte, in Polansicht aus der Wurzelrinde einer männlichen Pflanze. Vergr. 1600.

Fig. 49. Kernplatte in Polansicht aus der Wurzelrinde einer weiblichen Pflanze. Vergr. 1600.

Die Figuren 50 bis 56 beziehen sich auf *Mercurialis annua*.

Fig. 50 bis 53 Pollenmutterzelle und junges Pollenkorn.

Fig. 50. Reduktionskernspindel in Seitenansicht. Vergr. 1600.

Fig. 51. Reduktionskernplatte in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 52. Vorgerückte Anaphase der Reduktionsteilung in schräger Ansicht. Vergrößerung 1600.

Fig. 53. Junges Pollenkorn nach Anlage der generativen Zelle. Vergr. 1600.

Fig. 54 bis 56 aus Wurzelquerschnitten.

Fig. 54 und 55. Kernplatten in Polansicht aus der Wurzel einer weiblichen Pflanze. Vergr. 1600.

Fig. 56. Kernplatte in Polansicht aus der Wurzel einer männlichen Pflanze. Vergrößerung 1600.

Die Figur 57 bezieht sich auf *Bryonia dioica*.

Fig. 57. Eben angelegte Pollentetrade. Vergr. 1600.



1.

2.

3.

4.

8.

9.

10.

15.

16.

17.

18.

22.

23.

24.

Taf.IX.

5. 6. 7.

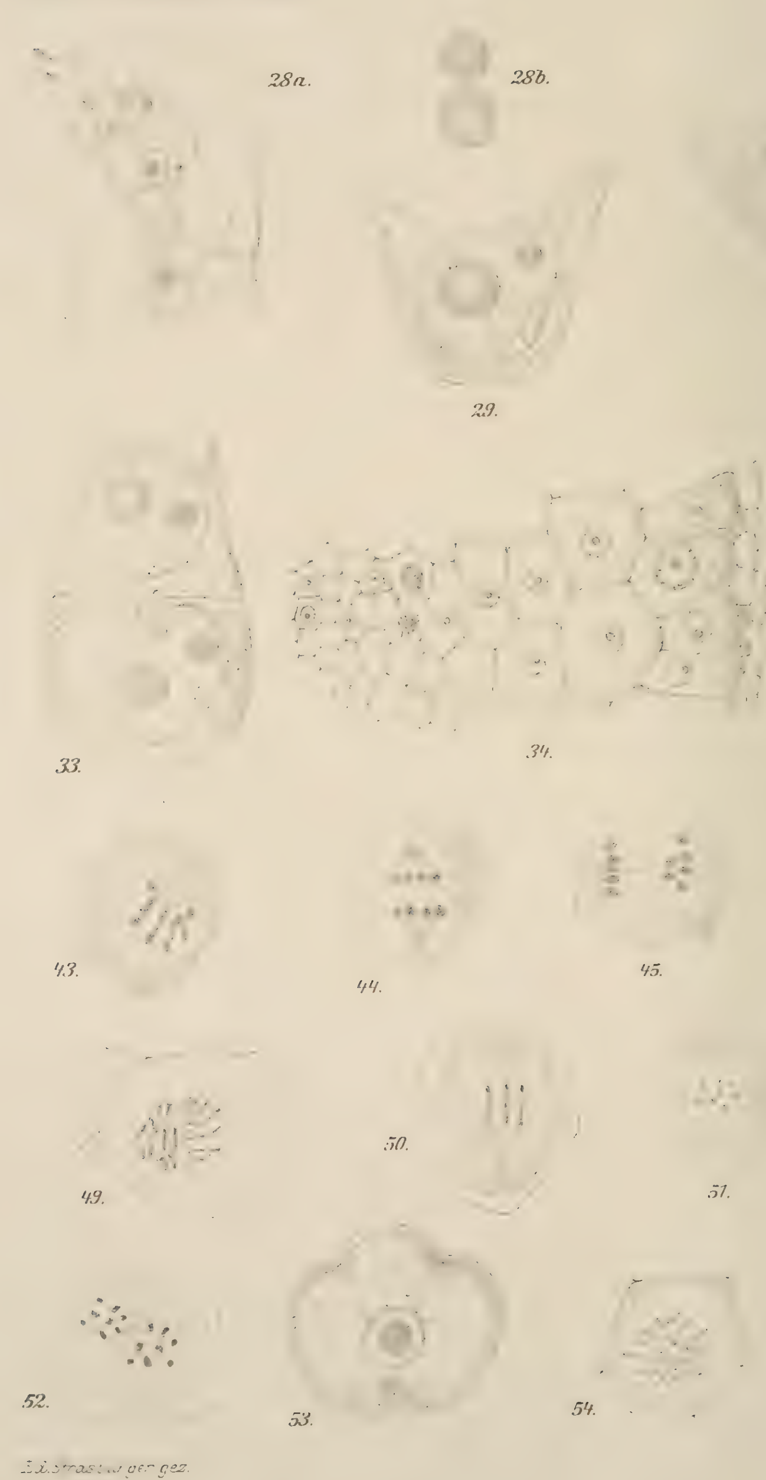
11. 12. 13. 14.

19. 20. 21.

26. 27.







E. Strasburger gez.

Taf. X.

31.

32.

36.

37.

38.

40.

41.

42.

46a.

47.

48.

b.

57.



Über die Koremien des Penicillium glaucum.

Von

W. Wächter.

Wenn man etwas angefaulte Äpfel unter eine Glasglocke legt, so entwickeln sich bei einem gewissen Feuchtigkeitsgehalt der Luft kleine, einige Millimeter hohe bäumchenartige Gebilde, deren Stiel weiß ist, und deren Kopf sich nach einigen Tagen mit grünen *Penicillium*-Conidien bedeckt. In vielen, vielleicht den meisten Fällen findet man außer diesen „Koremien" keinen grünen Schimmelbelag, in anderen Fällen sind die Äpfel mit einer dünnen Schimmeldecke überzogen, aus der dann die weißen Koremien herausragen.

Bekanntlich hat Link[1]) diese merkwürdigen, hutpilzähnlichen Gebilde von der Gattung *Penicillium* als eigene Gattung *Coremium* abgetrennt; ihm folgten Corda[2]) u. a. und bis in die neueste Zeit hinein halten einige Mykologen[3]) an der Spezies *Coremium glaucum* fest, während andere[4]) zwar das *Coremium glaucum* als Synonym für *Penicillium glaucum* bezeichnen, aber für andere Species den Gattungsnamen *Coremium* beibehalten. Daß man jetzt im allgemeinen das *Coremium glaucum* als eine Wuchsform des *Penicillium glaucum* betrachtet, ist wohl besonders auf Brefelds Untersuchungen zurückzuführen.

Brefeld[5]) nennt die Koremien „nur die zufällige Folge üppiger Ernährung" und bemerkt dazu, daß ebenso wie die direkte Beob-

1) Vgl. z. B. R. F. Link, Species Plantarum. Berlin 1824, S. 71.

2) Corda, Prachtflora, 1839.

3) Z. B.: G. Scalia, Prima contribuzione alla conocenza della micologica flora usw., spricht von *Coremium glaucum*, das er für sich, ohne Zusammenhang mit *Penicillium*, auf faulen Birnen gefunden hat (zit. nach Ref. in Ztschr. f. Pflanzenkr., 1900, S. 199); und Mac Alpine u. Robinson, Additions to the fungi of the vine in Australia, der *Coremium glaucum* auf Weinreben gefunden hat (zit. nach Just, Jahresber. I, S. 152, 1898).

4) G. Lindau, Rabenhorsts Kryptogamenflora. 1908, IX, S. 331 ff.

5) O. Brefeld, Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze, II. Heft: Die Entwicklungsgeschichte von *Penicillium*. Leipzig 1834, S. 32.

achtung auch Kulturversuche mit einzelnen Sporen zeigen, daß diese „sogleich wieder gewöhnliches *Penicillium*“ bilden, wenn man sie weniger ernährte. Früher hatten schon Ernst Hallier[1]) und E. Loew[2]) auf die Identität der beiden Gattungen hingewiesen. So meinte Hallier (a. a. O.): „Man kultiviere nur reines *Penicillium* auf nicht zu feuchtem Kleister und man wird meine Angabe bestätigt finden. Noch besser eignen sich dazu Weinbeeren, welche aber rein sein müssen von Sporen anderer Pilze“. Loew findet ebenfalls, daß *Penicillium crustaceum* Fr. Koremien besonders häufig auf Traubensaft bildet. Diese Auffassung von den Koremien ist dann in die Lehrbücher[3]) aufgenommen worden, und man bezeichnet jetzt allgemein nach dem Vorschlage von Reinke und Berthold[4]) als Koremien alle Aggregationen von Hyphen von ähnlichem Bau wie das alte *Coremium glaucum*. De Barys[5]) Einwände haben — wie es scheint — keinen Einfluß auf diese Nomenklatur gehabt. In seiner Besprechung der Arbeit von Reinke und Berthold (a. a. O.) meint nämlich de Bary, daß „eine bestimmte Habitus- und Strukturform“ nicht durch die Fortpflanzungsorgane, die daran entstehen, zu charakterisieren sei. Die Perithecienträger vieler Pyrenomyceten wären ebensogut „Coremien“ wie eine *Pistillaria*, ein *Stysanus* oder ein *Penicillium-Coremium*. „Ein Baum bleibt Baum, gleichviel ob er Äpfel oder Tannenzapfen trägt“.

Bei der großen Verworrenheit, die auf dem Gebiet der *Penicillium*-Systematik herrscht, hätte man eigentlich erwarten sollen, daß versucht würde, die Koremienbildung als unterscheidendes Merkmal der Species zu benutzen. Wir finden auch in den systematischen Werken (z. B. Lindau a. a. O.) bei der Beschreibung einiger Species Angaben wie: bildet Coremien, bildet leicht Coremien usw., aber derartige Angaben scheinen doch nur ganz beiläufiger Natur zu sein, ohne daß die Autoren besonderes Gewicht auf die Fähigkeit zur Koremienbildung legen. Selbst Wehmer[6]),

---

1) Ernst Hallier, Mykologische Studien. 7. Die Stammbildung der Schimmelpilze. Bot. Ztg. 1866, S. 389.

2) E. Loew, Zur Entwicklungsgeschichte von *Penicillium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VII, 1869/70, S. 480.

3) Vgl. z. B. F. Ludwig, Lehrbuch der Biologie. Stuttgart 1895, S. 87.

4) J. Reinke und G. Berthold, Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze. Berlin 1879.

5) de Bary, Besprechung der vorigen Arbeit in Bot. Ztg., 1880, S. 46.

6) C. Wehmer, Beiträge zur Kenntnis einheimischer Pilze. (Untersuch. über die Fäulnis der Früchte). Jena 1895, S. 68 ff.

durch dessen Untersuchungen in die Penicilliensystematik zuerst einiges Licht gebracht wurde, erwähnt in seinen Diagnosen die Koremien überhaupt nicht, weder bei *P. italicum* und *olivaceum*, noch bei *P. glaucum*. Man gewinnt darum den Eindruck beim Studium der Literatur über *Penicillium*, daß die Autoren — soweit sie sich überhaupt mit der Koremienfrage beschäftigt haben — die Koremien für eine „zufällige" Wuchsform halten, die unter geeigneten Bedingungen wenigstens bei allen als *P. glaucum* bezeichneten Penicillien entstehen kann, vielleicht auch bei allen anderen *Penicillium*-Arten.

Als ich meine Untersuchungen über die Koremien begann, war ich auch der Meinung, daß man bei den grünen Penicillien Koremienbildung bewirken könne, wenn nur die richtigen Bedingungen erfüllt seien, und ich hatte mir zur Aufgabe gemacht, diese Bedingungen nach Möglichkeit klar zu stellen. In entwicklungsphysiologischer Hinsicht ist die Frage nach der Ursache oder den Bedingungen der Koremienbildung nicht uninteressanter als die Frage nach den Ursachen irgend einer anderen Formbildung. Und wenn Wehmer[1]) an einer anderen Stelle meint, daß die Frage nach der Ursache der Koremienbildung zu bedeutungslos sei, um darüber ins weite zu gehen, so war er offenbar der Meinung, daß die Koremienbildung für die Systematik ohne Bedeutung sei.

Daß indessen auch für die Systematik des *Penicillium* die Koremienbildung nicht ganz ohne Bedeutung ist, wurde mir im Laufe meiner Untersuchungen klar und soll im zweiten Teil dieser Abhandlung näher ausgeführt werden.

I. Die Bedingungen der Koremienbildung.

Außer den bereits erwähnten Angaben Brefelds, Halliers und Loew finden sich in der Literatur über Koremien meines Wissens keine erwähnenswerten Äußerungen darüber, wodurch die Bildung der Koremien bei *P. glaucum* veranlaßt sein könnte. Eine experimentelle Behandlung der Frage ist überhaupt noch nicht versucht worden, nur eine kritische Würdigung hat die Angabe Brefelds bezüglich der „üppigen Ernährung" von seiten Wehmers[2]) gefunden. „Was die Ursachen des Koremien-Auf-

1) C. Wehmer, Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des *Penicillium luteum* Zukal. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1893, S. 503.

2) Derselbe, *Penicillium luteum*, a. a. O., S. 503.

tretens anbetrifft, so hat man dafür wohl eine besonders üppige Ernährung verantwortlich gemacht. Auf welchen Tatsachen diese Ernährung fußt, ist mir nicht bekannt; nach mehreren Erfahrungen erachte ich sie aber für eine ziemlich in der Luft schwebende. Denn mit ungefähr gleichem Rechte ließe sich als Grund das Gegenteil angeben.

Unstreitig befinden sich rasch wachsende Decken auf 10 bis 20-proz. Zuckerlösung mit den üblichen Nährsalzen unter ‚günstigen Ernährungsverhältnissen', ohne daß ich in zahlreichen derartigen Kulturen jedoch eine Spur von Koremienbildung beobachtete, wogegen der Pilz wiederholt, nachdem er sich auf der Decke einiger anderer Schimmelpilze angesiedelt und ausgebreitet, reichlich in Bündeln verschiedener Form emporwuchs. Hier spielen voraussichtlich andere Verhältnisse — vielleicht auch die physikalische Beschaffenheit des Substrats — eine Rolle".

Wie bereits erwähnt wurde, nahm ich an, daß jedes *Penicillium glaucum* zur Koremienbildung veranlaßt werden könnte; infolgedessen legte ich zunächst kein großes Gewicht auf die mir bekannte Tatsache, daß *P. glaucum* keine einheitliche Species sei; es war auch nicht so ohne weiteres zu erkennen, ob ich es in meinen Kulturen mit einer einzigen Art oder Form zu tun hatte, da die Färbung der Conidien bei einer ganzen Reihe verschiedener grüner Penicillienformen keine oder nur geringe Unterschiede zeigen. Erst die mannigfachen, sich widersprechenden Resultate einer großen Anzahl von Kulturversuchen zwangen mich, die Erfahrungen früherer Forscher zu berücksichtigen und in allen Fällen von einer Conidie auszugehen. Aber selbst unter den größtmöglichen Vorsichtsmaßregeln waren Verunreinigungen oft schwer zu vermeiden und es bedurfte größter Sorgfalt, um die Kulturen rein zu halten. Es erwies sich schließlich als das rationellste, die verschiedenen Penicillien an verschiedenen Orten des Instituts, wenn möglich im Freien, auf andere Substrate überzuimpfen. Bekanntlich lassen sich die Penicillien nach rein morphologischen Charakteren nicht auseinander halten, und ich bediente mich zur Isolierung der verschiedenen Formen besonders der von Weidemann[1]) benutzten Substrate, besonders deswegen, um meine Formen möglicherweise mit denen

1) Carl Weidemann, Morphologische und physiologische Beschreibung einiger Penicillien-Arten. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., XIX. Bd., 1907, S. 675 ff. und die dort zitierte Literatur.

Weidemanns später vergleichen zu können. — Wie ich hier vorweg bemerken will, ist es mir nicht gelungen, die von mir benutzten Penicillien mit bekannten Formen genau zu identifizieren; offenbar ist *Penicillium* „*glaucum*“ eine Kollektivspecies im allerweitesten Sinne und es sind ohne Frage weit zahlreichere Versuche und vor allem genügendes Vergleichsmaterial notwendig, um die einzelnen Arten oder Formen voneinander trennen zu können.

Für mich handelte es sich zunächst nur darum, festzustellen, ob die elf von mir kultivierten Penicillien wirklich alle zur Koremienbildung veranlaßt werden konnten oder ob die Koremienbildung auf einzelne dieser Formen beschränkt sei.

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß von den elf kultivierten Formen nur zwei zur Koremienbildung geeignet waren, während neun niemals Koremien bildeten, wurde eine der Koremien bildenden Formen — vom Apfel — genauer daraufhin untersucht, ob sie nur unter ganz bestimmten Bedingungen ihre Koremien zur Entwicklung bringt, oder ob das Nährsubstrat und andere Faktoren für die Koremienbildung mehr oder weniger belanglos sind.

Da es zunächst galt, festzustellen, in wieweit eine „gute“ oder „schlechte“ Ernährung für die Koremienbildung in Frage kam, wurden zur Kultur eine Anzahl Substrate gewählt, von denen anzunehmen war, daß der Pilz üppig auf ihnen zu wachsen imstande sei. Ich bemerke, daß alle in den folgenden Protokollen aufgeführten Kulturen mehrfach vorhanden waren und daß die Versuche wiederholt wurden.

1. Frische Apfelscheiben (in Petrischalen sterilisiert). Nach 7 Tagen: fast gar kein grüner Belag, nur Koremien mit weißem Stiel und grünen Köpfchen, 3—5 mm lang.
2. Birnenscheiben (Dörrobst, in Petrischalen im Dampftopf sterilisiert). Nach 11 Tagen: aus grüner Decke erheben sich reichlich dicke Koremien, die zum Teil keinen weißen Stiel mehr haben, da sich auch hier grüne Conidien entwickelt hatten.
3. Citronenscheiben mit der Schale (in Petrischalen sterilisiert). Nach 11 Tagen: sehr reichlich gute Koremien, besonders an der Schale; auf den Schnittflächen grüner Belag, dazwischen Koremien.
4. Apfelsinenscheiben mit der Schale (in Petrischalen sterilisiert). Nach 7 Tagen: grüne flache Decke, dazwischen gute Koremien, besonders an der Oberfläche der Schale.

5. Kartoffelscheiben mit der Schale (in Petrischalen sterilisiert). Nach 16 Tagen: sehr üppiges Deckenwachstum, dickes wulstiges Mycel, starke Tropfenausscheidung; nur auf einer Scheibe deutliche Koremien. — Wie ich mich später an anderen Kulturen überzeugte, entstehen überall Koremien, die aber vielfach im Laufe der Entwicklung durch das üppige Mycelwachstum verdeckt und unkenntlich werden. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Schale fast niemals einen grünen Überzug zeigt, und daß die Koremien nicht wie bei Apfel, Citronen und Apfelsinen durch die Schale dringen. Koremien besonders zwischen Schale und Grundgewebe.
6. Frische Birnenscheiben (in Petrischalen sterilisiert). Nach 7 Tagen: überall Koremien zwischen dünnem grünen Belag.
7. Scheiben von *Daucus Carota* (in Petrischalen sterilisiert). Nach 16 Tagen: sehr schöne Entwicklung, zahlreiche Koremien, einzeln oder eng miteinander verwachsen (Verbänderung).
8. Birnensaft (frische Birnen zerrieben und ausgepreßt; der Rückstand mit gleichem Gewicht Wasser gekocht, ausgepreßt und mit dem ersten Preßsaft vereinigt, filtriert und in Erlenmeyerkolben sterilisiert; in andern Fällen wurden die Birnen sofort mit dem gleichen Gewicht Wasser im Wasserbade längere Zeit erhitzt, zerdrückt, ausgepreßt, filtriert und sterilisiert. In jeden Erlenmeyerkolben wurden 30 ccm Flüssigkeit gefüllt). Nach 6 Tagen: Viel submerses steriles Mycel, einige grüne Inseln auf der Oberfläche. Koremien an den Rändern der Inseln und direkt aus dem submersen Mycel herausragend. Nach 13, 16 und 26 Tagen: Zunahme der Koremien aus dem submersen Mycel, keine weitere Entwicklung der Decke auf der Oberfläche.
9. Dekokt von *Daucus Carota* (die Rüben mit dem gleichen Gewicht Wasser im Wasserbade längere Zeit erhitzt, ausgepreßt und in Erlenmyerkolben, je 30 ccm enthaltend, sterilisiert). Nach 11 Tagen: Ziemlich gut entwickelte Inseln, an deren Rändern schöne Koremien entwickelt waren.
10. Preßrückstand vom Dekokt 9 (in Petrischalen sterilisiert). Nach 11 Tagen: Mycel gut entwickelt, Koremien meist zusammenhängend (verbändert).

11. Konzentrierter Birnensaft. (Frische Birnen zerrieben, ausgepreßt, filtriert und in Erlenmeyerkolben je 30 ccm sterilisiert.) Nach 4 Tagen: Inseln mit lockerem Mycel, Nach 25 Tagen: Dünne grüne Decke, nur vereinzelte Koremien.
12. Weintrauben (in Erlenmeyerkolben sterilisiert). Nach 7 Tagen: sehr schöne Koremien, in Reihen angeordnet, kaum Oberflächenbelag.
13. Traubensaft. (Weintrauben ausgepreßt, Saft filtriert und je 30 ccm in Erlenmeyerkolben sterilisiert.) Nach 7 Tagen: grüne Inseln, viel submerses Mycel; am Rande der Inseln Beginn der Koremienbildung. Nach 13 Tagen: Sehr wenig Koremien entwickelt, Decke schwach.
14. Rosinensaft (Rosinen mit gleichen Gewichtsteilen Wasser 24 Stunden lang bei Zimmertemperatur digeriert, im Mörser zerrieben, im Dampftopf längere Zeit erhitzt, ausgepreßt, vom filtrierten Saft je 30 ccm in Erlenmeyerkolben sterilisiert.) Nach 11 Tagen: Decke grün, flach, keine Koremien zu erkennen.
15. Kirschsaft (getrocknete Kirschen mit gleichen Gewichtsteilen Wasser 24 Stunden lang bei Zimmertemperatur digeriert, entkernt, zerrieben, im Dampftopf eine Zeitlang erhitzt, ausgepreßt, vom filtrierten Saft je 30 ccm in Erlenmeyerkolben sterilisiert). Nach 11 Tagen: schwache Deckenentwicklung, keine Koremien zu erkennen.
16. Pflaumensaft (in gleicher Weise wie 15, aus getrockneten Pflaumen gewonnen). Nach 11 Tagen: weiße flache Decke, keine Conidien, keine Koremien zu erkennen. Nach 14 Tagen: Decke grün, etwas gekräuselt, Tropfenausscheidung, keine Koremien.
17. Traubenzuckerlösung nach Weidemann (dest. Wasser 100,0; KH_2PO_4 0,1; $MgSO_4 + H_2O$ 0,1; NH_4NO_3 0,25; Traubenzucker 3,0). Nach 7 Tagen: wulstiges Mycel, Unterseite rotgelb, wenig Conidien, dicke kurze Koremien. die vielfach unkenntlich werden, da sie mit der starken Myceldecke wieder verschmelzen. Nach 14 Tagen: Koremien fast ganz verschwunden.

Betrachten wir die Ergebnisse der hier mitgeteilten Kulturversuche, so fällt zunächst auf, daß in den Versuchen 14, 15 und

16 überhaupt keine Koremien zu erkennen waren, und daß die Koremienentwicklung in den Versuchen 5, 11, 13 und 17 keine besonders gute war. Die weitaus beste Mycelentwicklung finden wir auf der Kartoffel und in der Traubenzuckerlösung, und wenn wir als Kriterium eines guten Nährbodens die Menge des produzierten Mycels betrachten, so zeigen schon diese beiden Versuche, daß Koremienentwicklung und guter Nährboden nicht viel miteinander zu tun haben. — Auffällig ist besonders, daß in den Lösungen 14, 15 und 16 gar keine Koremien beobachtet wurden, und daß hier auch die Menge des Mycels keine sehr beträchtliche war, obwohl man annehmen sollte, daß die Fruchtsäfte einen guten Nährboden für die Penicillien abgeben, da ja die ganzen Früchte stets ein geeigneter Nährboden für Schimmelpilze sind. Hier ist es offenbar die physikalische Beschaffenheit, die eine gewisse Rolle spielt, worauf weiter unten noch zurückzukommen sein wird. — Die Tatsache, daß in dem verdünnteren Birnenauszug (8) bessere Koremien zur Entwicklung kamen, als aus der Kultur auf konzentriertem Birnensaft (11), ließ vermuten, daß die Konzentration des Nährbodens für die Koremienbildung möglicherweise von Bedeutung sein könnte; die folgenden Versuche bestätigen die Richtigkeit der Vermutung. Die Conidien wurden geimpft auf:

18. Rosinensaft II. (Der Preßrückstand von 14 mit gleichen Gewichtsteilen Wasser längere Zeit im Dampftopf erhitzt, abgepreßt, der Saft filtriert und je 30 ccm in Erlenmeyerkolben sterilisiert.) Nach 11 Tagen: aus grüner Decke erheben sich gute Koremien mit weißem Stiel.
19. Kirschsaft II (in gleicher Weise aus dem Preßrückstand von 15 hergestellt). Nach 11 Tagen: sehr schöne Koremien aus grüner Decke.
20. Pflaumensaft II (in gleicher Weise hergestellt aus dem Preßrückstand von 16). Nach 11 Tagen: reichliche Deckenbildung, Koremien vorhanden, aber sehr kurz gestielt.
21. Traubensaft II (in gleicher Weise aus dem Preßrückstand von 13 hergestellt). Nach 11 Tagen: sehr schöne große weißgestielte Koremien aus grüner Decke hervorragend.

Wir sehen aus diesen letzten Kulturversuchen also, daß der hier zur Anwendung kommende Konzentrationsgrad für die Koremienbildung ein durchaus günstiger war und daß auch die Deckenbildung gefördert wurde, letztere jedoch in keiner Weise so üppig auftrat wie etwa bei Anwendung der Traubenzuckerlösung des Vers. 17.

Es fragte sich nun, wieweit die Verdünnung der Saftlösung getrieben werden könnte, um noch Koremien zur Entwicklung zu bringen. Als Nährlösung wählte ich verdünnten Birnensaft.

22. Konzentrierter Birnensaft (s. Vers. 11) (wurde mit Leitungswasser verdünnt und je 30 ccm der Lösung in Erlenmeyerkolben sterilisiert).
    a) Birnensaft 1 + 1 Wasser. Nach 4 Tagen: submerses Mycel, wenige Inseln und Oberflächenmycel, schön ausgebildete Koremien direkt aus dem submersen Mycel hervorragend und auf den Inseln.
    b) Birnensaft 1 + 3 Wasser. Nach 4 Tagen: submerses Mycel, keine Inseln, Koremien kurz, direkt aus dem submersen Mycel über die Oberfläche der Lösung herausragend. Nach 25 Tagen: fast nur submerses Mycel, kräftige Entwicklung der Koremien.
    c) Birnensaft 1 + 9 Wasser. Nach 4 Tagen: schwache Entwicklung, submerses Mycel, ganz kurze, aber deutliche Koremien. Nach 25 Tagen: submerses Mycel, schwach entwickeltes Oberflächenmycel, kleine Koremien.
    d) Birnensaft 1 + 19 Wasser. Nach 4 Tagen: ganz schwaches Wachstum, aber Koremien noch deutlich erkennbar.
    e) Birnensaft 1 + 40 Wasser. Nach 4 Tagen: ganz schwache Entwicklung, Koremien im Beginn der Ausbildung. Nach 25 Tagen: schwache Mycelentwicklung, aber Koremien noch deutlich erkennbar.

Ähnliche Erfolge erzielte ich mit sehr verdünntem Saft von *Daucus Carota.*

Die Resultate dieser Versuche zeigen aufs deutlichste, daß eine Koremienbildung selbst da noch zu beobachten ist, wo von einem guten Wachstum des Pilzes überhaupt keine Rede sein kann; sie zeigen ferner, was schon aus dem Versuch 8 ersichtlich war, daß zur Koremienbildung eine vorherige Deckenbildung keineswegs nötig ist, sondern daß direkt aus dem sterilen submersen Mycel Koremien über die Oberfläche herausragen können, die dann Conidien abschnüren.

Wodurch wird nun die Verhinderung der Koremienbildung in den konzentrierten Fruchtsäften bewirkt? Es ist ja eine bekannte Tatsache, daß stark gezuckerte und eingedickte Fruchtsäfte weniger

leicht, oft überhaupt nicht zur Schimmelbildung neigen, und man schreibt diese Fähigkeit des Sterilbleibens dem Zuckergehalt oder dem Gehalt an organischen Säuren zu. Wie wir nachher sehen werden, trifft weder den Gehalt an Zucker noch an Säure die Schuld am Ausbleiben der Koremien, denn sowohl das Wachstum des Mycels wie die Koremienbildung wurde nicht vermindert auf künstlichen Nährlösungen, die die gleiche Menge Zucker oder Säure wie die benutzten Fruchtsäfte enthielten. Ich führe in folgender Tabelle zunächst einige Versuche auf, die mit Zuckerlösungen verschiedener Konzentration angestellt wurden.

Versuch 23.

Nährlösung	Nach Tagen	Entwicklungszustand
Weidemanns Traubenzucker, 3 % (s. Vers. 17)	14	Gut entwickelte Decke, Unterseite gelbrot, Koremien.
Weidem. Traubenzucker, 2 %	18	Dicke wulstige Decke, kurzstielige dicke Koremien.
Weidem. Traubenzucker, 0,5 %	18	Dicke Decke, einzelne dicke Koremien.
Weidem. Traubenzucker, 1 %	18	Dicke wulstige Decke, Unterseite gelbrot, Koremien dick.
Weidem. Traubenzucker, 0,2 %	18	Ziemlich schwache Entwicklung, wenig Koremien.
Weidem. Traubenzuck., 0,1 %[1]	18	Schwache dicke Mycelentwicklung, einzelne Koremien.
Weidem. Traubenzucker, 3 % = 2 Teile Destill. Wasser . . = 1 Teil	10	Dicke wulstige Decke, sehr dicke Koremien, dicht aneinander gedrängt, so daß sie sich von der Decke wenig abheben. Am Rande der Decke Koremien dünner.
Weidem. Traubenzucker, 3 % = 1 Teil Destill. Wasser . . = 2 Teile	10	Gute Deckenentwicklung, weniger Koremien.
Weidem. Traubenzucker, 3 % = 1 Teil Destill. Wasser . . = 2 Teile	10	Nicht sehr starke Decke. Koremien sehr gut entwickelt.
Weidem. Traubenzucker, 3 % a) + 3 % Traubenzucker b) + 6 % " c) + 9 % "	14	Dicke wulstige Decke, dicke Koremien, die in den ersten 8 Tagen noch nicht entwickelt waren.

1) Der Salzgehalt in diesen Lösungen ist immer der gleiche; es wechselt nur der Zuckergehalt.

Nährlösung	Nach Tagen	Entwicklungszustand
Weidem. Traubenzucker, 3 % a) + 3 % Traubenzucker b) + 6 % „ c) + 9 % „	14	Verhält sich ebenso wie die vorigen Lösungen mit nur Traubenzucker.
Weidem. Traubenzucker, 15 %, 20 %, 25 %, 30 %, 40 %, 50 %[1])	14	Dicke wulstige Decke, nach einiger Zeit Koremien, die später überwuchert werden (in älteren Kulturen treten dann gelegentlich wieder dünnere Koremien auf).

Eine Koremienbildung ist hier also überall zu bemerken, wenn auch dort, wo die Deckenbildung eine besonders kräftige ist, die Koremien wieder undeutlich werden, wie das schon aus Vers. 17 hervorging.

Da nun

frische Birnen	7,11 %	Invertzucker und	1,5 %	Rohrzucker[2])
„ Kirschen	8,94 %	„ „	0,51 %	„
„ Weintrauben	14,96 %	„ „	0	„

enthalten, so kann der Zuckergehalt der Fruchtsäfte nicht die Koremien und ebensowenig die üppige Ausbildung der Decke verhindert haben. Ebenso verhält es sich mit dem Säuregehalt, was eigentlich schon daraus hervorgeht, daß sich gute Koremien auf Citronenscheiben entwickelten. Citronen enthalten nach König (a. a. O.) 5,39 % freie Säure; in den Birnen sind 0,2 %, in den Kirschen 0,72 % und in den Weintrauben 0,77 % freie Säure (s. König a. a. O.) enthalten. In künstlichen Nährlösungen erhielt ich denn auch bei Zusatz bis zu 8 % Citronensäure noch Koremien, ebenso in alkalischen Lösungen. Eine Hemmung der Koremienbildung trat erst bei 10 % Citronensäure ein; die alkalischen (Zusatz von 2 % Na_2CO_3) Nährlösungen wurden durch die Säureproduktion des Pilzes neutralisiert, und es entwickelten sich auf ihnen stets sehr gute Koremien.

Eine Förderung der Koremienbildung durch Säurezusatz, wie es Zukal[3]) fand, war bei meinen Versuchen nicht zu beobachten.

1) Der Zucker wurde den Salzlösungen zugesetzt, so daß Weidem. Traubenzucker (50 %) einer 33⅓-proz. Zuckerlösung entspricht.

2) König, Die menschlichen Nahrungs- und Genußmittel. 4. Aufl., S. 956.

3) H. Zukal, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen aus dem Gebiete der Ascomyceten. Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-nat. Kl., Bd. XCVIII, Abteil. 1, 1889, S. 555.

Wenn wir die hier mitgeteilten Versuche bezüglich ihrer Neigung und Fähigkeit zur Koremienbildung zu klassifizieren versuchen, so ergeben sich ungefähr folgende 5 Klassen:

1. Keine oder kaum Koremienbildung bei nicht besonders günstiger Mycelentwicklung infolge zu hoher Konzentration: Vers. 11, 13, 14, 15, 16.
2. Gute Koremienbildung aus dem submersen Mycel bei mangelnder oder schlechter Entwicklung des Oberflächenmycels: Vers. 8, 22 a u. b, 1, 12.
3. Gute Koremienbildung bei mehr oder weniger gut entwickeltem Oberflächenmycel: Vers. 2, 3, 4, 6, 9, 10, 18, 19, 21, 23 z. T.
4. Üppige Deckenentwicklung mit mehr oder weniger reichlichen dicken Koremien, die zum Teil unkenntlich werden bei zu starker Mycelentwicklung: Vers. 5, 7, 17, 20, 23.
5. Kleine, aber stets kenntliche Koremien bei schlechter Mycelentwicklung infolge zu nährstoffarmer Nährlösung: Vers. 22 c, d, e, 23 (0,1 % Traubenzucker).

Mit Ausnahme der unter 1. genannten Fälle werden also überall Koremien gebildet und aus den Versuchen der ersten Klasse manchmal noch vereinzelt. Das einzige Moment, das die Koremienbildung zu verhindern imstande ist, bleibt demnach eine gewisse Konzentration der Nährlösung. Impfen wir Conidien aus einer Kultur mit dieser konzentrierten Nährlösung in eine verdünntere, so erhalten wir, wie wir sahen, gute Koremien, selbst dann, wenn die Kulturen ohne Koremien mehrere Monate alt waren.

Worauf nun die Verhinderung der Koremienbildung hier beruht, ist auch durch meine Versuche nicht ganz klar gestellt. Jedenfalls hat weder der Zucker- noch der Säuregehalt der betreffenden Flüssigkeiten irgend eine Bedeutung, was auch schon daraus hervorgeht, daß sich Koremien auf den Früchten bilden, deren Gehalt an Zucker oder Säure natürlich der gleiche ist, wie der des ausgepreßten Saftes. Vielleicht spielt die Konzentration der Salze eine Rolle dabei; wenigstens ließ sich in einer Traubenzuckernährlösung durch sukzessive Zugabe von Chlornatrium die Koremienbildung unterdrücken. Bei Zusatz von 1 g NaCl zu 30 ccm Nährlösung waren nur ein paar Koremien zur Ausbildung gelangt, während bei Zusatz von 2 g NaCl zu 30 ccm Nährlösung keine Koremien beobachtet werden konnten. Die Deckenbildung

war eine gute, und auf der Nährlösung ohne NaCl waren zahlreiche Koremien vorhanden. Eine rein osmotische Wirkung kann hier nicht in Frage kommen; denn bekanntlich[1]) vermag *Penicillium* auf sehr stark konzentrierten Salzlösungen zu gedeihen, und in unseren Versuchen wuchs der Pilz auf konzentrierten Zuckerlösungen ausgezeichnet; 3 g NaCl entsprechen etwa 15 g Traubenzucker an osmotischem Wert und bei Zusatz von 50 g Traubenzucker zu 1000 ccm Nährlösung wurden Koremien und eine starke Deckenbildung beobachtet. Ob und inwieweit hier spezifische Wirkungen einzelner Salze in Frage kommen, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten werden.

Für mich war es vor allem von Interesse, daß der hier benutzte Pilz eigentlich überall — mit Ausnahme der konzentrierten Fruchtsaftauflösungen — Koremien auszubilden imstande ist, und daß diese Fähigkeit zur Koremienbildung unabhängig von guter oder schlechter Ernährung ist. Meine Untersuchungen beschränkten sich allerdings nur auf ein einziges koremienbildendes *Penicillium*, aber es scheint mir wahrscheinlich zu sein, daß auch andere koremienbildende *Penicillium*-Species sich ähnlich verhalten. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, daß Weidemann[2]) an seinem *P. Juglandis* fast auf allen Substraten Koremien beobachtet. Wenn bei einigen Penicillien die Autoren eine Koremienentwicklung nur für gewisse Substrate angeben, so liegt das m. E. einmal daran, daß alle Beobachtungen über die Koremienbildung nur beiläufig erwähnt werden und infolgedessen natürlich nur auf die wohlausgebildeten Koremien geachtet wurde, während kleine Formen sicher vielfach übersehen sind. Ferner halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß des öfteren Koremienbildung angegeben wird, wo es sich offenbar um Verunreinigungen mit anderen Penicillien handelt. Bei der weiten Verbreitung der verschiedensten Formen des *Penicillium* ist eine derartige Verunreinigung nach meinen Erfahrungen nur allzu leicht möglich.

Wenn nun auch, wie wir feststellen konnten, eine Beziehung zwischen Koremienbildung und guter oder schlechter Ernährung nicht besteht, so scheint doch eine Korrelation zwischen Koremienbildung und Mycelentwicklung vorhanden zu sein, soweit die Ausbildung guter oder weniger deutlicher Koremien in Frage kommt. Wir sahen schöne Koremien aus submersem Mycel über die Ober-

---

1) Vgl. Eschenhagen, Einfluß verschiedener Konzentration auf Schimmelpilze. Dissert. Leipzig, 1889.

2) A. a. O.

fläche herausragen und anderseits bei sehr starker Entwicklung des Oberflächenmycels die Koremienbildung undeutlich werden. In älteren Kulturen konnte man dann gelegentlich wieder normale Koremien beobachten, und vielfach traten Koremien besonders stark an den Randpartien der Decke auf, während sie an den Stellen des üppigsten Deckenwuchses fehlten.

Dieses Verhalten ist teleologisch z. Teil verständlich; für das submerse Mycel, das immer steril bleibt, ist es ohne Frage von Nutzen, wenn die Fähigkeit besteht, Koremien über das Flüssigkeitsniveau zu senden, weil sich an ihnen die Conidien bilden können. Wird hingegen eine Decke gebildet, so ist Gelegenheit zur Conidienbildung genügend vorhanden. Wenn trotzdem auch hier Koremien gebildet werden, so müssen wir das als eine durch die Organisation des Pilzes gegebene Eigenschaft hinnehmen, für die irgendwelche teleologischen Gründe nicht gesucht werden brauchen, da eine flüssige Nährlösung, wie sie hier angewandt wurde, als natürlicher Standort des Pilzes kaum in Betracht kommt. Der natürliche Standort unseres *Penicillium* ist der Apfel, und wie wir sahen, werden hier fast immer nur Koremien an der Oberfläche angetroffen; offenbar ist die glatte Wachsschicht an der Oberfläche des Apfels für eine Deckenbildung ungeeignet, die Fähigkeit zur Koremienbildung demnach eine nützliche und zweckmäßige. Das Hervorbrechen der Koremien aus dem Inneren an die Oberfläche des Apfels hat vielleicht Wehmer (a. a. O.) dazu geführt, die Möglichkeit zu erwägen, ob etwa physikalische Eigenschaften des Substrates auf die Koremienbildung von Einfluß sein könnten. In der Tat scheint nun die physikalische Beschaffenheit des Nährbodens nicht ganz ohne Bedeutung zu sein. Wenn man nämlich Nährlösung, die an und für sich nur wenige Koremien entwickelt, mittels Filtrierpapier oder Sägemehl zu einem dicken Brei verarbeitet, so kann man in vielen Fällen beobachten, daß die Koremienentwicklung eine bessere wird, während die Decke mehr oder weniger verschwindet. Die Hyphen durchwuchern dann das Substrat wie unter natürlichen Verhältnissen den Apfel, und die Koremien erscheinen zeitlich später als auf dem flüssigen Nährboden. — Es erinnert dies Verhalten an die Angaben Falks[1]) über die Fruchtkörper von *Coprinus*, deren Ausbildung erst dann erfolgt, wenn die Mycelien das Substrat durchwachsen haben. Dieses Durchwachsen des Substrates ist in konzentrierten

1) Rich. Falk, Die Oidien und ihre Rückführung in die höhere Fruchtform bei den Basidiomyceten. Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, 8. Bd., 1902, S. 1315.

Nährlösungen nicht möglich; es kommt dort nur zur Bildung submersen Mycels, da auch eine Deckenbildung nicht eintritt. Durch Vermischen der Lösung mit festen indifferenten Massen wird die Möglichkeit des Durchwachsens gegeben, und so erklärt sich auch, daß auf den ganzen Früchten gute Koremien gebildet werden und nicht auf dem ausgepreßten Safte dieser Früchte[1]); ich erinnere z. B. an das Verhalten des konzentrierten Birnensaftes, der wenig Koremien hervorbrachte, im Vergleich zu den Kulturen auf Scheiben von ganzen Birnen, auf denen sehr gute Koremienentwicklung zu beobachten war. — Eine Erklärung für seine Beobachtungen an *Coprinus* gibt Falk nicht; vielleicht ist die Möglichkeit einer besseren Durchlüftung des Substrates die Ursache guter Myceldurchwucherung und die Koremienbildung kann erst dann erfolgen, wenn das Substrat nach irgendeiner Richtung hin erschöpft ist oder wenn das Mycel eine Art Reifezustand erreicht hat. So sahen wir an Kulturen mit kräftig entwickeltem Oberflächenmycel Koremien vielfach erst bei relativem Alter auftreten, indessen eine Beziehung der Zahl der Koremien zur Menge des Mycels, aus dem sich die Koremien erheben, wurde nicht beobachtet, ebensowenig wie eine regelmäßige Anordnung der Koremien auf dem Substrat. Gelegentlich sahen wir allerdings, wie bereits erwähnt wurde, daß die Ränder der Inseln auf einer Nährlösung ein bevorzugter Ort der Koremienbildung waren, aber ebenso häufig traten Koremien, über die ganze Oberfläche zerstreut, auf, ohne daß eine Regelmäßigkeit des Abstandes, die auf eine Beziehung zwischen Koremien und dazugehöriger Mycelmenge schließen ließ, wahrgenommen werden konnte[2]).

Gelegentliche Beobachtungen an Kulturen mit gut entwickelten Koremien zeigten, daß bisweilen eine gleichmäßige Abweichung der Wachstumsrichtung von der Vertikalen stattfand. Orientierende Versuche zur Beantwortung der Frage, ob hier geotropische oder heliotropische Krümmungen in Frage kamen, führten bisher noch zu keinem Resultat; möglicherweise handelt es sich um hydrotropische Krümmungen, doch können weitere Untersuchungen in dieser Richtung erst angestellt werden, wenn es gelingt, jederzeit Koremien von der gewünschten Größe zu erhalten.

---

1) Es ist wohl kaum anzunehmen, daß die Cellulose als solche von irgend einem Einfluß sein kann.

2) Vgl. hierzu W. Magnus, Über die Formbildung der Hutpilze. Berlin 1906. Sep. d. Arch. f. Biontologie, Bd. 1.

2. Ist die Fähigkeit, Koremien zu bilden, bestimmten Arten oder Formen vorbehalten?

Es wurde oben (S. 525) bereits erwähnt, daß von den elf untersuchten und kultivierten Penicillien nur zwei imstande waren, Koremien zu bilden, und daß die übrigen neun Arten oder Formen unter den gleichen Kulturbedingungen niemals Koremien hervorbrachten. In den folgenden Tabellen seien hier in Kürze die Ergebnisse meiner Untersuchungen in dieser Richtung mitgeteilt.

Tabelle 1. Kulturen auf Scheiben von *Daucus Carota*[1]).

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium I	5	Oberfläche fast bedeckt, dünn, glatt, in der Mitte etwas lockerer; schmale weiße Randzone	bläulichgrün	
Penicillium II	5	Wie I	bläulichgrün	
Penicillium III	5	Oberfläche zur Hälfte bedeckt, dünn und glatt; schmale weiße Randzone	bläulichgrün	
Penicillium IV	5	Oberfläche fast bedeckt, dünn und glatt; schmale weiße Randzone	bläulichgrün	
Penicillium V	5	Oberfläche zur Hälfte bedeckt, dünn und glatt; schmale weiße Randzone	bläulichgrün	
Penicillium VI	5	Oberfläche bedeckt, zum Teil wulstig gewölbt; keine weiße Randzone	dunkel blaugrün	deutliche Koremien
Penicillium VII	5	Oberfläche zu zwei Dritteln bedeckt, zum Teil wulstig gewölbt, ziemlich breite, weiße Randzone	dunkel blaugrün	deutliche Koremien, starke Tropfenausscheidung
Penicillium VIII	5	Oberfläche ganz bedeckt, mäßig dick, weich, sammetartiger Charakter; keine weiße Randzone	dunkel blaugrün	

1) Alle Kulturen, hier wie immer, mehrfach mit gleichem Resultat angestellt, das Impfmaterial war jeweils aus einer Reinkultur auf Stärke entnommen, da dieser Nährboden sich für Dauerkulturen als besonders günstig erwies. Sämtliche Kulturen wurden bei Zimmertemperatur angestellt.

Objekt	Tage nach d. Aussat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium IX	5	Decke aus sich berührenden runden Inseln gebildet, dünn und glatt, in der Mitte der Inseln etwas lockerer; keine weiße Randzone	dunkel blaugrün	
Penicillium X	5	Oberfläche fast bedeckt, glatt und dünn, in der Mitte etwas lockerer; schmale weiße Randzone	bläulichgrün	
Penicillium XI	5	Oberfläche zu zwei Dritteln bedeckt, dünn und glatt; schmale weiße Randzone	hellgrün	

Tabelle 2. Kulturen auf Citronenscheiben.

Objekt	Tage nach d. Aussat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium I	11	Oberfläche halb bedeckt, dünn und glatt; schmale weiße Randzone	bläulichgrün	
Penicillium II	11	Oberfläche bedeckt, dicker als I, körniges Aussehen; keine Randzone	schmutzig graugrün	
Penicillium III	11	Oberfläche bedeckt, dick und weich (wollig); keine Randzone	graugrün	
Penicillium IV	11	Oberfläche halb bedeckt, dünn und glatt; schmale weiße Randzone	hellgrün	
Penicillium V	11	Oberfläche fast bedeckt, etwas wulstig; keine Randzone	bläulichgrün	
Penicillium VI	11	Oberfläche zu zwei Dritteln bedeckt, wulstig; keine Randzone	dunkel blaugrün	Koremien, Tropfenausscheid.
Penicillium VII	11	Oberfläche zur Hälfte bedeckt, etwas wulstig; keine Randzone	blaugrün	gute Koremien, schwache Tropfenausscheidung
Penicillium VIII	11	Oberfläche fast bedeckt, sehr locker durch in die Luft ragende Einzelhyphen; keine Randzone	graugrün	
Penicillium IX	11	Oberfläche bedeckt, Decke z. T. wulstig, locker; keine Randzone	schmutzig dunkelgrün	
Penicillium X	11	Oberfläche zu zwei Dritteln bedeckt, etwas wulstig, locker; keine Randzone	graugrün	
Penicillium XI	11	Oberfläche zu zwei Dritteln bedeckt, aus kreisrunden Inseln hervorgegangen, die verschmelzen, locker; keine Randzone	hell blaugrün	

Tabelle 3. Kulturen auf Kartoffelscheiben.

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium I	4	Beginn der Entwicklung; kleine weiße Inseln		
	9	Oberfläche fast bedeckt, Decke wellig, kraus; ca. 5 cm breite weiße Randzone	bläulichgrün	
Penicillium II	4	Beginn der Entwicklung, kleine weiße Inseln		
	9	Oberfläche fast bedeckt, gekröseartig gewunden, schmutzig grau, nur am Rande Conidien	hell graugrün	
	19	Wie vorher, nur mehr Conidien, auch in der Mitte	dunkler graugrün	geringe Tropfenausscheidung
Penicillium III	4	Inseln von ca. 1 cm Durchmesser; weiße Randzone	hellgrün	
	9	Oberfläche je ein Viertel bedeckt, sammetartig; weiße Randzone	graugrün	
	19	Oberfläche zur Hälfte bedeckt, sammetartig; weiße Randzone	hellgrau	
Penicillium IV	4	Inseln von 1 — 2 cm Durchmesser, weiß, dünn		
	9	Oberfläche fast bedeckt, wellig gekräuselt, körnig; weiße Randzone	dunkel blaugrün	
Penicillium V	4	Inseln von ca. 1 cm Durchmesser, dünn, weiß		
	9	Oberfläche fast ganz bedeckt, etwas wellig gekräuselt, körnig; weiße Randzone	dunkel blaugrün	
	19	Oberfläche ganz bedeckt; weißer Rand verschwunden	dunkel blaugrün	
Penicillium VI	13	Oberfläche ganz bedeckt, glatt, nicht gekräuselt oder gewellt	blaugrün	Koremien, besonders am Rande z. T. verbändert
Penicillium VII	4	Inseln von 0,5 cm Durchmesser, dünn, in der Mitte Conidien	hellgrün	kleine kaum erkennbare Koremien
	9	Oberfläche fast bedeckt, dick, aber nicht gewellt oder gekräuselt	dunkel blaugrün	kurze Koremien, z. T. verbändert, starke Tropfenausscheidung
Penicillium VIII	4	Inseln von ca. 1 cm Durchm., locker durch in Luft ragende Hyphen; in der Mitte Conidien	hellgrün	

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium VIII	9	Oberfläche fast bedeckt, glatt, in der Mitte runzlich	hellgrün	starke Ausscheid., braune Tropfen
Penicillium IX	4	Oberfläche ganz bedeckt, Decke gekröseartig gewunden, grauweiß, wenig Conidien	hell blaugrün	
	9	Wie vorher	hell blaugrün	
	19	Wie vorher; Conidien zahlreicher	dunkel graugrün	geringe Tropfenausscheidung
Penicillium X	4	Inseln von ca. 1,5 cm Durchm., schmutzig grauweiß		
	9	Oberfläche fast bedeckt, gekröseartig gewunden, am Rande glatter, schmutzig grauweiß; wenig Conidien	hell blaugrün	
Penicillium XI	4	Dicke Inseln von ca. 1,5 cm Durchmesser; in der Mitte Conidien	hellgrün	
	9	Oberfläche fast ganz bedeckt, fast glatt; weiße Randzone	blaugrün	starke Tropfenausscheidung

Die Angaben über *Penic. VI* stammen aus einer anderen Kulturreihe, da die Conidien hier nicht gekeimt waren. In dieser zweiten mit mehreren Scheiben wiederholten Kulturreihe verhielten sich die Penicillien im wesentlichen gleich; die Differenzen bestanden nur in der mehr oder weniger deutlichen Wellung oder Kräuselung der Decke. Die Koremienbildung des *P. VII* war die gleiche, ebenso wie das von den übrigen Kulturen stark abweichende Aussehen der Penicillien II, IX und X.

Tabelle 4. Kulturen auf Apfelscheiben.

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium I	7	Reichlicher dünner Belag	hellgrün	
	15	Etwas stärkere Entwicklung	dunkler grün	
Penicillium II	7	Reichlicher dünner Belag	grün	
	15	Keine Veränderung	grün	
Penicillium III	7	Spärliche Entwicklung	hellgrün	
	15	Keine Veränderung	hellgrün	

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium IV	7	Ziemlich reichlicher dünner Belag	grün	
	15	Etwas stärkere Entwicklung	grün	
Penicillium V	7	Spärlicher Belag	grün	
	15	Keine Veränderung	grün	
Penicillium VI	7	Spärlicher Belag	grün	schöne Koremien
	15	Keine Veränderung	grün	weit. Koremien
Penicillium VII	7	Spärlicher Belag	grün	schöne Koremien
	15	Keine Veränderung	grün	weit. Koremien
Penicillium VIII	7	Dünner Belag	hellgrün	
	15	Keine Veränderung	hellgrün	
Penicillium IX	7	Dünner Belag	grün	
	15	Keine Veränderung	grün	
Penicillium X	7	Spärlicher Belag	grün	
	15	Keine Veränderung	grün	
Penicillium XI	7	Dünner Belag	grün	
	15	Etwas stärkere Entwicklung	grün	

Tabelle 5. Kulturen auf Roggenbrot.

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium I	7	Starke Entwicklung, pelzartiges Aussehen	dunkel blaugrün	
Penicillium II	7	Dichter Belag	graugrün	
Penicillium III	7	Schwache Entwicklung, Luftmycel (einzelne Hyphen in die Höhe ragend)	hellgrünn	
Penicillium IV	7	Gute Deckenentwicklung, Luftmycel; weiße Randzone	grün	
Penicillium V	7	Gute Deckenentwicklung, Luftmycel; weiße Randzone	grün	
Penicillium VI	4	Weiße Decke, Luftmycel		Koremien
	7	Gut entwickelte Decke, Luftmycel	grün	reichl. Koremien
Penicillium VII	4	Weiße Decke, gute Entwicklung		reichl. Koremien
	7	Decke locker, pelzartig, starke Entwicklung	hellgrün	Koremien vom Deckenmycel überwuchert, an den Rändern einzelne gute Koremien
Penicillium VIII	7	Insel, locker pelzartig, weiße Randzone	hellgrün	

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium IX	7	Dichter Belag	graugrün	
Penicillium X	7	Dichter Belag	graugrün	
Penicillium XI	7	Flache Decke, wenig Luftmycel	dunkelgrün	

Tabelle 6. Kulturen auf Weidemanns KNO_3-Rohrzucker [1]).

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium I	8	Kleine Inseln, darunter submerses flockiges Mycel; submerse Flocken	hellgrün	Unterseite weiß
	25	Ziemlich dicke Decke	hellgrün	Unterseite schmutziggelblich, starke Ausscheidung gelber Tropfen
Penicillium II	8	Beginn der Keimung		
	25	Dünne Decke	grün	Unterseite weiß
Penicillium III	8	Dünne Inseln	hellgrün	Unterseite weiß
	25	Dünne geschlossene Decke	graugrün	Unterseite schmutziggelb
Penicillium IV	8	Einige Oberflächeninseln, viele submerse Inseln		
	25	Oberfläche halb bedeckt	gelbgrün	Unterseite gelblichweiß
Penicillium V	8	Einige Oberflächeninseln, viele submerse Inseln	hellgrün	
	25	Decke fast geschlossen	bläulichgrün	Unterseite weiß
Penicillium VI	8	Große Inseln, locker, Mycel rötlich schimmernd	dunkelgrün	Unterseite orangerot; reichlich weiße Koremien
	25	Decke fast geschlossen	heller grün	Unterseite orangerot; reichlich Koremien
Penicillium VII	8	Große gewölbte Inseln, viele submerse Ineln	hellgrün	Unterseite gelblich, dicke kurze weiße Koremien
	25	Decke fast geschlossen	dunkler grün	Unterseite kanariengelb mit einem Stich ins Orange, viele kurze Koremien

[1]) Vgl. Weidemann (a. a. O.) S. 679 (H_2O 100,0; K_2HPO_4 0,1; $MgSO_4 + H_2O$ 0,1; KNO_3 0,25; Rohrzucker 3,0).

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium VIII	8	Große weiße Inseln mit starkem flockigen submersen Mycel		
	25	Decke nicht geschlossen, submerse Inseln	blaugrün	Unterseite weiß
Penicillium IX	8	Dünne Decke	hell graugrün	Unterseite hell orangegelb
	25	Dünne Decke	graugrün	Unters. schmutzig orange
Penicillium X	8	Beginn der Keimung		
	25	Decke geschlossen	graugrün	Unters. gelblich, z. T. orangegelb
Penicillium XI	8	Einige Inseln	hellgrün	Unterseite weiß
	25	Decke fast geschlossen	blaugrün	Unterseite weiß

Tabelle 7. Kulturen auf Weidemanns Arrow Root[1]).

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium I	9	Inseln mit darüberliegendem flockigen submersen Mycel; weiße Randzone	hellgrün	Unterseite weiß
	25	Keine Veränderung	hellgrün	Unterseite weiß
	55	Keine Veränderung	hellgrün	Unterseite weiß
Penicillium II	9	Dünne Decke, starkes submerses Mycel	blaugrün	Unterseite weiß
	25 } 55 }	Keine Veränderung	blaugrün	Unterseite weiß
Penicillium III	9	Keine Entwicklung		
	25	Fast kein Oberflächenmycel, viel submerses Mycel, keine Conidien		Unterseite weiß
	55	Keine Veränderung		Unterseite weiß
Penicillium IV	9	Dünne Decke, fast geschlossen, starkes submerses Mycel	hellgrün	Unterseite weiß
	25 } 55 }	Keine Veränderung	hellgrün	Unterseite weiß
Penicillium V	9	Dicht bedeckt mit kleinen Inseln, dickes submerses Mycel	hellgrün	Unterseite weiß
	25 } 55 }	Keine Veränderung	hellgrün	Unterseite weiß

1) Vgl. Weidemann, a. a. O., S. 679 (H_2O 100,1; K_2HPO_4 0,1; $MgSO_4 + H_2O$ 0,1; NH_4NO_3 0,25; Arrow Root 0,4).

Objekt	Tage nach d. Aussaat	Charakteristik der Decke	Farbe der Conidien	Bemerkungen
Penicillium VI	9	Eine große weiße Insel, darunter reichliches submerses Mycel	dunkler grün	Unterseite orangerot, kleine Koremien
	25	Keine Veränderung	dunkelgrün	Unterseite rotorange, Koremien
	55	Keine Veränderung	dunkelgrün	Unterseite fast gelb, der orangefarbene Ton beinahe verschwunden. Koremien
Penicillium VII	9	Starkes submerses Mycel, etwas gelblich gefärbt, keine Oberflächendecke	dunkelgrün (an den Koremien)	einzelne Koremien aus dem submersen Mycel hervorragend
	25 } 55 }	Keine Veränderung	dunkelgrün	Koremien
Penicillium VIII	9	Inseln, fast zur Decke vereinigt, viel submerses Mycel	hell graugrün	Unterseite weiß
	25 } 55 }	Keine Veränderung	hell graugrün	Unterseite weiß
Penicillium IX	9	Dicke fast ganz submerse Inseln, wenig Conidien	blaugrün	Unterseite rotgelb
	25	Keine Veränderung	blaugrün	Unterseite gelblich, roter Farbstoff fast verschwunden
	55	Keine Veränderung	blaugrün	gelbliche Unters.
Penicillium X	9	Dicke, fast ganz submerse Inseln	blaugrün	Unterseite weiß
	25 } 55 }	Keine Veränderung	blaugrün	Unterseite weiß
Penicillium XI	9	Inseln fast zur Decke verschmolz.	hell blaugrün	Unterseite weiß
	25 } 55 }	Keine Veränderung	hell blaugrün	Unterseite weiß

Wir ersehen aus den vorstehenden Tabellen, daß stets nur die Penicillien VI und VII Koremien bildeten, und zwar auf allen sieben Nährböden. Da stets mehrere Parallelversuche gemacht wurden, so unterliegt es für mich keinem Zweifel, daß die Fähigkeit, Koremien zu bilden, durchaus nicht jedem grünen *Penicillium* zukommt, daß vielmehr die Koremien Wuchsformen bestimmter Arten, Unterarten oder Varietäten sind. Im Grunde genommen hatte also Link gar nicht so Unrecht, wenn er die Gattung *Coremium* aufstellte; denn für Link existierte nur ein grünes *Penicillium*,

das *P. glaucum*, und eine Trennung der Penicillien auf Grund biologischer Eigentümlichkeiten und differenten Verhaltens gegenüber dem Nährsubstrat ist als Methode systematischer Forschung noch so neu, daß sie in den stystematischen Handbüchern bisher kaum Eingang gefunden hat. Link konnte sich also nur an morphologische Merkmale halten, und wie mir scheint, ist das Koremium ein gutes morphologisches Merkmal, das sehr wohl zur Unterscheidung der Species zu verwenden ist, vorausgesetzt, daß man mit Reinkulturen arbeitet. Wie nützlich aber die Verwendung morphologischer Unterscheidungsmerkmale bleibt, sieht man ein, wenn man versucht, unbekannte Arten nach den bisher bekannten physiologischen Merkmalen zu bestimmen. Weidemann (a. a. O., S. 769) hat z. B. versucht einen Schlüssel zur Erkennung seiner Penicillien aufzustellen, von dem er meint, daß man mit dessen Hilfe die beschriebenen Species sicher trennen kann. Weidemann beginnt seinen Schlüssel mit „1. a) Wächst auf Stärke gut b) Wächst auf Stärke schlecht". Eine Unterscheidung nach Begriffen wie gut und schlecht ist aber schon an sich höchst mißlich, weil es zu sehr dem subjektiven Ermessen überlassen bleibt, etwas gut oder schlecht zu finden. Nach Weidemann wachsen nun *Penicillium roquefortii* und *P. olivaceum* schlecht auf Stärke, während er das Wachstum der übrigen von ihm untersuchten Penicillien für ein gutes erklärt, obwohl er bei den Einzelbeschreibungen dieser Species von mittelmäßigem, mittelgutem, mittelstarkem Wachstum spricht. — Will man demnach untersuchen ob die von mir kultivierten Pilze identisch mit einem der Weidemannschen Penicillien sind, so fehlt bezüglich des Wachstums auf Stärke jeder Maßstab; das Charakteristische am Wachstum meiner Penicillien auf Stärkelösung war die starke Entwicklung des submersen flockigen Mycels, das von Weidemann gar nicht erwähnt wird. Auf Grund seines Schlüssels ist es also gar nicht möglich, zu bestimmen, ob die von mir benutzten und kultivierten Penicillien mit einem der Weidemannschen übereinstimmen. Aber auch nach Vergleichung der Diagnosen finde ich nirgends eine völlige Übereinstimmung meiner Penicillien mit denen Weidemanns, Stolls[1]) oder Wehmers. So verdienstvoll ohne Frage die Arbeiten dieser Autoren für den Ausbau der Penicilliensystematik auch sind, so kann doch kaum geleugnet werden, daß im Vergleich mit guten morphologischen Unterscheidungsmerk-

1) Stoll, Beiträge zur morphologischen und biologischen Charakteristik von Penicillienarten. Würzburg, Dissertation, 1904.

malen die bisher ermittelten physiologischen Merkmale mit wenigen Ausnahmen weniger zuverlässig und eindeutig sind, zumal wenn man immer wieder gezwungen ist, die Farbe der Conidien zu Hilfe zu nehmen, die selbst auf dem gleichen Substrat variieren kann, besonders mit dem Alter der Kulturen. Daß Kulturen auf Kartoffeln zur Trennung der Species sehr geeignet sind, hebt Weidemann mit Recht hervor; aus meiner Tabelle 3 z. B. läßt sich entnehmen, wie die Penicillien II, IX und X ein wesentlich anderes Wachstum zeigen wie alle übrigen. — Sollte es sich bei weiteren Untersuchungen herausstellen, daß außer den von mir untersuchten Koremien bildenden Penicillien sich alle etwa sonst noch existierenden grünen Penicillien mit Koremien ebenso verhalten, so dürfte m. E. die Fähigkeit zur Koremienbildung als systematisches Merkmal nicht außer acht gelassen werden; die Gattung *Coremium* indessen sollte man für diese hier erwähnten Penicillien nicht wieder einführen, vielmehr versuchen, auch diejenigen z. T. recht verschiedenen Pilze, die noch als *Coreminm* bezeichnet werden, an richtiger Stelle einzuordnen und die Fähigkeit zur Koremienbildung lediglich als Artunterscheidungsmerkmal benutzen[1]).

Es lag nicht in meiner Absicht, die Arbeiten Weidemanns usw. fortzusetzen; ich habe darum auch vermieden, auf Grund meiner bisherigen Untersuchungen meine Pilze mit einem Speciesnamen zu versehen, obwohl ich sie nicht mit bekannten Arten zu identifizieren vermochte. Aber ich bin mit Weidemann (a. a. O.) der Ansicht, daß es notwendig ist, den natürlichen Standort der Pilze nach Möglichkeit zu berücksichtigen neben allen biologischen usw. Merkmalen, und das war bei meinen Penicillien nicht möglich. Wenn ich in der folgenden Übersicht versucht habe, die von mir kultivierten Pilze auf Grund meiner Beobachtungen zu ordnen, so geschah das lediglich in der Absicht, um zu zeigen, daß ich es mit einer größeren Anzahl verschiedener Species oder Formen zu tun hatte; es ist darum auch ohne Belang, wenn sich bei vollkommeneren Kulturmethoden herausstellen sollte, daß einige der hier aufgeführten Penicillien unter sich identisch sind. An der prinzipiellen Seite der Frage würde dadurch nichts geändert werden.

---

1) Bezüglich einer ebenso vielseitigen Gruppe wie *Penicillium*, bei *Fusarium* nämlich, kommen Appel und Wollenweber in ihrer eben erschienenen Arbeit: Grundlagen einer Monographie der Gattung *Fusarium* (Arb. a. d. k. biolog. Anstalt 1910) allerdings zu der Ansicht, daß bei *Fusarium* eine Koremienbildung nicht charakteristisch für bestimmte Arten ist. (Anm. während der Korrektur).

Übersicht der kultivierten Penicillien.

Apfelscheiben	Kartoffeln / Weidemanns Lösung	Kultur	Merkmal	Art	Nr.
1. Auf Apfelscheiben fast kein Belag, gute Koremienbildung	a) Auf Weidemanns KNO_3 Rohrzucker: Unterseite orangerot, Conidien dunkelgrün:			*Penicillium*	VI
	b) " " " " : Unterseite gelblich, später kanariengelb, Conidien hellgrün			*Penicillium*	VII
2. Auf Apfelscheiben grüner Belag, keine Koremien	a) Auf Kartoffelscheiben dicke wulstige Decke, gekröseartig, schmutzig grauweiß, wenig Conidien	α) Kultur auf Weidemanns KNO_3-Rohrzucker: Unterseite orange, Conidien graugrün	* verflüssigt Gelatine[1] nach acht Tagen:	*Penicillium*	X
			** verflüssigt Gelatine nicht	*Penicillium*	IX
		β) Kultur auf Weidemann-KNO_3-Rohrzucker: Unterseite weiß, Conidien hellgrün		*Penicillium*	II
	b) Auf Kartoffeln Decke gekräuselt oder wulstig, aber reichliche Conidien	α) Auf Citronenschalen Conidien bläulichgrün	* auf KNO_3-Rohrzucker. Unterseite schmutziggelb, gelbe Tropfenausscheidung, Conidien hellgrün	*Penicillium*	I
			** auf KNO_3-Rohrzucker. Unterseite weiß, Conidien bläulichgrün	*Penicillium*	V
		β) Auf Citronenschalen hellgrün		*Penicillium*	IV
	c) Auf Kartoffeln Decke glatt, nicht kraus oder gewölbt	α) sammetartig weich, Conidien graugrün, später hellgrau		*Penicillium*	III
		β) nicht sammetartig	* ohne weiße Randzone, Conidien hellgrün	*Penicillium*	VIII
			** weiße Randzone, Conidien blaugrün	*Penicillium*	XI

[1]) 10 proz. Traubenzuckergelatine.

In der nebenstehenden Übersicht unterscheide ich zwei Formen nach ihrem Verhalten gegen Gelatine: ob diese verflüssigt wird oder nicht. Bei meinen Gelatinekulturen, über die hier nicht weiter berichtet worden ist, habe ich allerdings die Erfahrung gemacht, daß die Verflüssigung nach einem gewissen Zeitraum nicht immer konstant ist; ebenso ist für die Koremienbildung Gelatine kein besonders geeignetes Substrat. Meist trat eine Koremienbildung erst auf etwas älteren Kulturen ein.

Als Ergänzung zu den in der Übersicht erwähnten Merkmalen mag noch hervorgehoben werden, daß die Penicillien X, IX und II, also diejenigen Formen, die das eigentümliche Wachstum auf den Kartoffelscheiben zeigten, noch dadurch charakterisiert waren, daß die Verzweigung der Sterigmen eine überwiegend doldenförmige war, ähnlich der Verzweigung von *Citromyces*, aber ohne die keulenförmige Anschwellung der Achse.

Schlußbemerkungen.

Fassen wir das Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen kurz zusammen, so ist als wichtigstes Resultat hervorzuheben, daß die Fähigkeit zur Koremienbildung nicht allen grünen Penicillien zukommt, sondern nur ganz bestimmten Arten oder Formen. Diese bilden fast unter allen Bedingungen Koremien, die zwar verschieden deutlich oder verschieden groß sein können, aber stets zu erkennen sind. Nur auf Fruchtsäften bestimmter Konzentration wurden Koremien nicht entwickelt. — Da von elf verschiedenen Penicillien nur zwei Koremien bildeten, die übrigen neun hingegen unter den gleichen Versuchsbedingungen niemals Koremien entwickelten, so wurde der Schluß gezogen, daß die Fähigkeit zur Koremienbildung als morphologisches Unterscheidungsmerkmal für die Systematik der Penicillien Verwendung finden kann. Es wurde hervorgehoben, daß morphologische Merkmale physiologischen oder biologischen vorzuziehen sind, obwohl letzteren besonders deswegen eine nicht zu unterschätzende Bedeutung zukommt, weil es erst durch das Studium des biologischen Verhaltens der Penicillien gelang, festzustellen, daß das *Penicillium glaucum* oder *crustaceum* der älteren Autoren eine Kollektivspecies ist. Nur unter der Annahme, daß der grüne Schimmel im wesentlichen einer Species angehörte, konnte die Ansicht Brefelds so allgemeine Beachtung finden, daß das *Coremium glaucum* Links nur eine Wuchsform des *Penicillium glaucum*

sei. Die Behauptung Brefelds, daß sich die Koremien unter besonders günstigen Ernährungsverhältnissen entwickeln, wurde bereits von Wehmer (a. a. O.) bezweifelt, und ist durch die vorliegenden Untersuchungen als unzutreffend nachgewiesen. Wir sahen, daß selbst unter den ungünstigsten Bedingungen noch Koremien gebildet wurden, wenn das kultivierte *Penicillium* überhaupt Koremien zu bilden imstande war[1]).

Berlin, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität,
Juli 1910[2]).

---

1) Die sehr interessante Arbeit von Charles Thom: Studies of species of *Penicillium* (Sep.-A. aus Department of Agriculture, Bureau of animal Industric Bulletin 118, Washington 1910) kam mir erst während der Korrektur zu Gesicht. Thom kommt bezüglich der Verwertung der Koremien als systematisches Merkmal zu ähnlichen Resultaten wie ich. In seinem Schlüssel (a. a. O., S. 95) unterscheidet er die einzelnen Penicillien u. a. nach ihrer Fähigkeit, Koremien bilden zu können.

2) Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und der Institutsmittel sage ich Herrn Geheim. Rat Prof. Dr. L. Kny, dem Direktor des Instituts, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XLVIII.

Seite



Über traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte bei Moricandia arvensis DC.

Von

Jos. Heinr. Schweidler.

Mit Tafel XI.

Die vorliegende Arbeit ist in meiner „Vorläufigen Mitteilung" [17. S. 276] vom Jahre 1905 angekündigt, wo auch über andere Studien an Cruciferen kurz berichtet wurde. Eine frühere Veröffentlichung war mir leider infolge längerer Krankheit und verschiedener anderer Umstände nicht möglich. Die dort nur kurz skizzierten Beobachtungen sind hier nebst den sich aus ihnen ergebenden Schlußfolgerungen in ausführlicherer Weise dargestellt. Die Arbeit ist zum Teil im botanischen Institut in Innsbruck, zum Teil in meinem gegenwärtigen Wohnort Lundenburg ausgeführt. Den Herren Prof. Dr. E. Heinricher-Innsbruck und Prof. Dr. A. Wagner-Innsbruck bin ich für ihre freundliche Unterstützung meiner Arbeit zu großem Dank verpflichtet. Die in Lundenburg untersuchten Exemplare von *Moricandia arvensis* DC. sind aus Samen gezogen, die ich zum Teile Herrn Prof. Dr. Heinricher, zum Teile Herrn Prof. Zimmermann-Eisgrub verdanke.

I. Die Eiweißzellen in den Laubblättern von *Moricandia arvensis* DC. und ihre Beziehungen zur Epidermis.

Die im II. Kapitel zu besprechenden traumatogenen Vorgänge spielen sich zwischen den Eiweiß- oder Myrosinzellen und den mit diesen eng verbundenen Zellen der Epidermis ab. Die engen Beziehungen, in welchen die Myrosinzellen zur Epidermis stehen, bilden gewissermaßen die Grundlage und Voraussetzung für das Auftreten

der Kern- und Zellsaftübertritte. Da sie jedenfalls auch für die physiologische Bedeutung der Idioblasten und ihres Inhaltes von Wichtigkeit sind, so soll im folgenden zuerst eine kurze Beschreibung der Eiweißzellen und ihrer Beziehungen zur Epidermis gegeben werden, soweit eine solche zum Verständnis der eigentümlichen Bewegungserscheinungen beitragen kann.

Das Laubblatt von *Moricandia arvensis* ist isolateral gebaut (Taf. XI Fig. 1). Das Mesophyll zeigt am Querschnitt durch das Blatt 6—8 ziemlich regelmäßige, jedoch durch ungleiche Länge der Zellen oft ineinander übergreifende Schichten, bestehend aus mehr oder weniger gestreckten Palisadenzellen. Die Palisaden der untersten, an die Epidermis der Unterseite angrenzenden Zellschicht sind meist wenig länger als breit (Taf. XI Fig. 1), in jungen Blättern fast isodiametrisch (Taf. XI Fig. 3). Nicht selten ist diese Schicht sehr reich an großen Lufträumen und nähert sich dann auch in der Form der Zellen einem Schwammparenchym[1]).

Die Eiweiß- oder Myrosinzellen erscheinen in den Blattquerschnitten ohne Ausnahme subepidermal und zwar werden sie sowohl an der Ober- als auch an der Unterseite, von welchen keine bevorzugt wird, stets nur in direkter Berührung mit den Epidermiszellen angetroffen. Da das Blatt isolateral ist, so nehmen sie die Stelle von subepidermalen Palisadenzellen ein (Taf. XI Fig. 1—4). Diese einzigartige Lokalisation der Idioblasten wurde bisher nur bei dieser Pflanze beobachtet. In Oberflächenschnitten findet man die Eiweißzellen entweder einzeln oder in Gruppen zu 2—3 (Fig. 13, 16). Selten sind Gruppen von 4—5 zusammenhängenden Idioblasten (Fig. 6).

Die subepidermale Lage der Idioblasten weist auf eine nahe Beziehung derselben zur Epidermis hin. Der enge Anschluß an

1) In allen Schichten des Mesophylls kommen bei *Moricandia arvensis* und einigen anderen Cruciferen eigenartige, wahrscheinlich aus einzelnen Mesophyllzellen durch sekundäre Teilungen hervorgegangene Zellgruppen vor, die sich in Alkoholmaterial, in welchem sie bisher ausschließlich zur Beobachtung kamen, nur durch die Kleinheit und stärkere Membranverdickung ihrer Elemente von den normalen Mesophyllen unterscheiden. Ein besonderer idioblastischer Inhalt wurde in diesen — im übrigen auch chlorophyllführenden — kleinen Zellen bisher nicht bemerkt. Eine solche aus drei Zellen bestehende Zellgruppe von der Gesamtlänge einer Palisadenzelle, aus der sie wahrscheinlich hervorgegangen ist, wurde in Fig. 1, Taf. XI mit abgebildet und durch Punktierung der Zelllumina hervorgehoben. Eine kurze, orientierende Notiz über diese Zellgruppen ist inzwischen erschienen: J. H. Schweidler, Über eigentümliche Zellgruppen in den Blättern einiger Cruciferen. Österr. Bot. Zeitschr., 1910, Nr. 7, S. 1—3.

die Epidermiszellen wird aber noch verstärkt durch die im Gegensatz zu den Palisadenzellen ziemlich starke Membranverdickung, welche dem Grade nach mit der Verdickung der Innenwände der Epidermiszellen übereinstimmt, mit denen die Eiweißzellen verwachsen sind (Taf. XI Fig. 7—10). Daraus geht deutlich hervor, daß der Zusammenhang der Idioblasten mit der Epidermis ein innigerer sein muß als mit den angrenzenden dünnwandigen Assimilationszellen. Beim Abziehen der Epidermis werden in der Tat die Eiweißzellen stets mit abgezogen.

Aber auch Gestalt und Größe der Idioblasten stehen im innigsten Zusammenhang mit ihrer subepidermalen Lage und ihrem engen Anschluß an die Epidermis, was aus ihrer Entwicklung deutlich hervorgeht. In jungen, wenige Quadratmillimeter großen Blättern sind die Idioblasten — in voller Übereinstimmung mit der Ausbildung der subepidermalen Palisadenzellen — an der Oberseite palisadenartig, an der Unterseite mehr isodiametrisch-rundlich, wenngleich sie sich frühzeitig durch etwas größere Dimensionen von gewöhnlichen Mesophyllzellen zu unterscheiden beginnen (Taf. XI Fig. 2, 3). Im Laufe der Blattentwicklung behalten die Idioblasten nur relativ selten diese ursprüngliche Gestalt bei (Fig. 7), vielmehr machen sie oft weitgehende Veränderungen durch.

Schon in nur wenig älteren Blättern zeigen die der Epidermis zugekehrten Enden der noch palisadenförmigen oder rundlichen Eiweißzellen häufig eine Verbreiterung, mit welcher sie an der Epidermis haften (Taf. XI Fig. 4). Solche Idioblasten finden sich auch noch in ausgewachsenen Blättern (Taf. XI Fig. 1, 7). Nimmt diese Verbreiterung an Ausdehnung zu, dann wird das Querschnittsbild der Eiweißzelle mehr oder weniger dreieckig (Taf. XI Fig. 9). Solche Idioblasten zeigen in Flächenschnitten immerhin noch rundliche Formen (Fig. 11), wenngleich sie durch ihre größeren Dimensionen von den umliegenden Assimilationszellen schon stark abweichen können. Kommt hier die ursprüngliche Palisadengestalt noch einigermaßen zur Geltung, so ist sie in den folgenden Formen vollständig verwischt. Einerseits strecken sie sich ziemlich parallel zur Epidermis mehr oder weniger in die Länge und zeigen nun je nach dem Grade der Streckung eine eiförmige oder längliche (Taf. XI Fig. 12) bis lang-schlauchförmige nicht selten etwas wurmförmig gekrümmte Gestalt (Fig. 13, 14, 22) mit teils stumpfen (Fig. 14) teils spitzen (Fig. 22) Enden; andererseits erscheinen sie in Flächenschnitten nach mehr als zwei Richtungen — aber immer parallel

zur Epidermis — auseinandergezogen, so daß ihr Umriß unregelmäßig dreieckig (Fig. 15, 19) oder viereckig (Fig. 16, 17) wird, während die Ecken in Aussackungen ausgehen, die bald kurz bald von bedeutender Länge, bald gerade bald gekrümmt sind (Fig. 15—18, 21) — kurz, es finden sich die sonderbarsten Formen.

Wichtig für das Verständnis dieser verschiedenen Gestalten ist die Beziehung zwischen der Form der Eiweißzellen und der Anzahl der mit ihnen in unmittelbarer Verbindung stehenden Epidermiszellen. Betrachten wir zuerst die auch im ausgebildeten Blatte palisadenartig oder rundlich gebliebenen Idioblasten, so finden wir sie entweder nur mit einer einzigen (Fig. 11) oder aber nur mit wenigen (höchstens 4) Epidermiszellen in Kontakt. Solche Idioblasten sind jedoch nicht sehr häufig und zahlreicher an der Ober- als an der Unterseite. Bei den anderen Formen hingegen ist es stets eine größere Anzahl von Epidermiszellen, die den Idioblasten anliegen, in der Regel 6—9, in gar nicht seltenen Fällen besonders starker Unregelmäßigkeit bis zu 16 (Fig. 18, 21). Da die langgestreckten resp. mehrarmigen Idioblasten in der Regel auch bedeutend größer sind als die palisadenartigen, so wäre eigentlich an der Berührung mit einer entsprechend größeren Anzahl von Epidermiszellen nichts Verwunderliches. Erinnert man sich jedoch der oben erwähnten Tatsache, daß alle Idioblasten ursprünglich Palisadenform zeigen (s. S. 553), und beobachtet man weiter, daß gewöhnliche Palisadenzellen in ausgewachsenen Blättern mit höchstens 4 Epidermiszellen in Kontakt stehen, wenn sie nämlich gerade unter dem Berührungszentrum liegen, so ist klar, daß diese Tatsache einen anderen Grund als die relative Größe haben müsse.

Die Erklärung für die Gestaltverhältnisse der Idioblasten ist in ihrer festen Verwachsung mit der Epidermis (vergl. S. 553) und mit der daraus hervorgehenden Notwendigkeit, dem Wachstum und den Teilungen der Epidermiszellen passiv zu folgen, gelegen. Die Grundform, in der die Eiweißzellen angelegt werden, ist die mehr oder weniger gestreckte Palisade. Teilt resp. streckt sich die Epidermispartie, mit welcher die Myrosinzelle ursprünglich verwachsen ist, nur wenig, so bleibt die Palisadengestalt mehr oder weniger gewahrt und die Zelle verbreitert höchstens, der Vergrößerung der Epidermiszellen folgend, ihre Basis. Je zahlreicher hingegen die Teilungen, je stärker die damit verbundene Streckung und Dehnnng in der in der Anlage mit dem Idioblasten verbundenen Epidermispartie ist, desto weniger kann die Myrosinzelle dem nach ver-

schiedenen Richtungen hin erfolgenden Zuge als ganzes folgen und entwickelt deshalb Auszweigungen und Arme.

Mit dieser Abhängigkeit der Gestalt der Myrosinzellen von dem Wachstum der Epidermis hängt auch die Erscheinung zusammen, daß die längsten Myrosinzellen sich dort entwickeln, wo auch die Epidermiszellen eine bedeutende Länge aufweisen, durch deren Wachstum sie offenbar mit gestreckt wurden. Uutersucht man Blätter, die infolge Lichtmangels bei dichtem Stand der Pflanzen im Bestreben, aus Licht empor zu wachsen, ihre normale breite Form verloren haben und zu schmalen langgestreckten Blättern ausgewachsen sind, so findet man, daß mit der parallel zur Längsrichtung erfolgten Streckung der großen Epidermiszellen eine gleichsinnige Streckung der meisten Idioblasten stattgefunden hat (Taf. XI Fig. 25), während in den normalen, breiten Blättern der Pflanze mehrarmige Zellen vorwiegen und die gestreckt-schlauchförmigen Formen keine bestimmte Richtung besitzen.

Die Flächenschnitte lassen weiterhin noch folgendes erkennen. Betrachten wir die Idioblasten in ihrem Verlauf unter dem Netzwerk der Epidermis-Seitenwände, so ist es geradezu charakteristisch, daß die Projektionen der Seitenwände der Epidermiszellen auf die Idioblasten entweder in der Längsrichtung der Eiweißzellen verlaufen (bei langgestreckten Formen) (Taf. XI Fig. 13, 14) oder bei verzweigten Formen in der Richtung der Auszweigungen (Taf. XI Fig. 15—18). Mit anderen Worten, die Idioblasten verlaufen meist in der von aneinanderstoßenden Epidermiszellen gebildeten Rinne. Insbesondere sind es die Aussackungen, welche diesem Prinzip folgen. Sie stülpen sich nicht an beliebigen Stellen hervor, sondern entspringen meist in der Nähe der Rinnen zwischen aneinandergrenzenden Epidermiszellen und erscheinen in diese Rinnen hineingedrückt (Taf. XI Fig. 15—18). Diese Erscheinung läßt sich in mehr oder weniger typischer Weise überall verfolgen. Wenn aber in einzelnen Fällen in den gezeichneten Figuren die Aussackungen nicht genau unter den Seitenwänden der Epidermiszellen zu verlaufen scheinen, so ist zu bemerken, daß die Konturen der Epidermiszellen dort am deutlichsten sind, wo die Seitenwände mit den Außenwänden der Epidermiszellen zusammentreffen, weshalb zur Grundlage der Zeichnungen diese äußeren Konturen benützt wurden. Geringe Abweichungen von der oben angegebenen Regel erklären sich demnach daraus, daß die Seitenwände nicht genau senkrecht auf den Außenwänden zu stehen brauchen.

Aus allen bisher angeführten Tatsachen geht hervor, daß die mannigfachen Formen der Idioblasten erst im Laufe der ontogenetischen Entwicklung aus der Anlage nach mehr oder weniger palisadenartigen Idioblasten hervorgehen. Die nachträgliche Gestaltsveränderung wird offenbar durch das Anschlußbestreben der Idioblasten an die Epidermis verursacht, welches wohl mit einer spezifischen physiologischen Aufgabe der Eiweißzellen von *Moricandia arvensis* zusammenhängen dürfte. Denn was durch die angeführten Verhältnisse — enger Anschluß der Idioblasten an die Epidermis durch verdickte Membranen, ihre fußförmige Verbreiterung resp. Streckung parallel zur Epidermis, die Lagerung insbesondere ihrer Aussackungen in den Rinnen zwischen anstoßenden Epidermiszellen — erreicht wird, ist offenbar zweierlei. Einerseits Anschluß an möglichst zahlreiche Epidermiszellen, andererseits aber eine außerordentlich enge Verbindung der Idioblasten mit der Epidermis vermittels großer und zahlreicher Kontaktflächen im Gegensatz zu den mit der Epidermis viel lockerer verbundenen Assimilationszellen.

Wie wertvoll es offenbar für die Pflanze sein muß, daß die Idioblasten mit möglichst zahlreichen Epidermiszellen in Verbindung bleiben und daß in der Tat die Gestalt der Idioblasten ein Produkt dieses Anschlußbestrebens ist, das zeigt ferner die Erscheinung, daß von oft ziemlich entfernten Epidermiszellen eigentümliche Verbindungsschläuche ausgehen, die in den meisten Fällen mit den Aussackungen der Idioblasten zusammentreffen (Taf. XI, Fig. 12, 20). Daß ferner der Pflanze an einem Kontakt von miteinander in Berührung stehenden Idioblasten bei Idioblasten-Gruppen unter sich weniger gelegen ist als an der innigen Verbindung der Eiweiß- mit den Epidermiszellen, zeigen die oft relativ geringfügigen Berührungsflächen der Idioblasten solcher Gruppen (Taf. XI Fig. 13), das Auftreten von Interzellularen an größeren Kontaktflächen (Taf. XI Fig. 16) und die Erscheinung, daß in manchen Fällen infolge des Epidermiswachstums solche benachbarten Idioblasten bis zu vollständiger Trennung auseinandergezerrt werden können (Taf. XI Fig. 22). An Bildern wie in Fig. 22 wird das Moment der passiven Dehnung und Streckung augenfällig.

Wenn wir nun gesehen haben, daß der Besitz möglichst großer und zahlreicher Kontaktflächen zwischen Epidermis- und Eiweißzellen selbst durch Aufgeben der ursprünglichen Gestalt der letzteren angestrebt wird, so kann das nur den Zweck haben, möglichst zahlreiche Kommunikationswege für den Stofftransport zwischen den

beiden Zellenarten herzustellen. Dennoch sind nicht die ganzen Kontaktflächen dünnwandig, vielmehr scheinen lokalisierte Stellen dieser Kontaktflächen verdünnt zu sein. Wenigstens habe ich an Querschnitten selten dünne Stellen in den Kontaktmembranen bemerkt (Fig. 8), ohne diesen Punkt jedoch näher zu untersuchen. Daß die Kontaktflächen für den Stofftransport sehr durchlässig sein müssen, wird aus dem Folgenden deutlich hervorgehen.

Was den Inhalt der Idioblasten betrifft, so besteht derselbe aus einem Protoplasmaschlauch mit wandständigem Zellkern und, wie ich nachweisen konnte (17, S. 275 und 18, S. 425), zarten, aber funktionsfähigen Chloroplasten und einem zentralen Zellsaftraum, der eine mehr oder weniger konzentrierte Proteinlösung vorstellt und nach Guignard (7, S. 6 des Separatums) auch das glykosidspaltende Enzym Myrosin enthält, dessen Verhältnis zu der mikrochemisch nachweisbaren Proteinsubstanz noch ungeklärt ist. Vgl. diesbezüglich auch 18, S. 423.

II. Die traumatogenen Eiweiß- und Kernübertritte.

Heinricher machte an einem Blattflächenschnitte von *Moricandia arvensis* in einem vereinzelten Falle die Beobachtung, daß in einer der Epidermiszellen, welche über einem der subepidermalen Idioblasten lag, eine auffallend starke Eiweißreaktion mit Millonschem Reagens auftrat, die in etwas geringerem Grade sogar in einer ihr benachbarten Epidermiszelle erkennbar war (9, S. 32). Dieselbe Erscheinung konnte ich bei der Untersuchung dieser Pflanze zu wiederholten Malen beobachten (vgl. Taf. XI Fig. 26). Bei der Suche nach einer Erklärung für diese bemerkenswerte Erscheinung fiel mir alsbald auf, daß nur in solchen Schnitten Eiweiß in manchen Epidermiszellen, und zwar im Zellsaft, zu beobachten war, welche von lebenden Blättern hergestellt und erst nach dem Schneiden fixiert und tingiert resp. mit Millonschem Reagens behandelt worden waren, während Schnitte durch Alkoholmaterial diese Erscheinung nicht zeigten. Diese Beobachtung machte es wahrscheinlich, daß das Auftreten von Eiweiß (in auffälliger Menge) im Zellsaft der Epidermiszellen eine pathologische Erscheinung ist, die durch die Verwundung des Blattes mit dem Messer hervorgerufen wird. Der exakte Nachweis, daß diese Annahme richtig ist, wurde durch folgende Versuche erbracht.

I. Ein unverletztes Blatt von *Moricandia* wurde der Länge nach in zwei Teile geschnitten. Die eine Hälfte wurde sofort als Ganzes in Alkohol 96 % gebracht und erst nach einigen Tagen untersucht. Von der anderen Hälfte wurden noch im lebenden Zustande Oberflächenschnitte angefertigt und auf das Vorkommen von Eiweiß in der Epidermis geprüft.

Die Prüfung erfolgte teils durch Behandlung der Oberflächenschnitte mit Millonschem Reagens, teils (nach vorausgegangener Fixierung in 96 % Alkohol) durch Tinktion mit Säure-Fuchsin und Kernschwarz. Diese Doppelfärbung eignet sich sehr gut für Kanadabalsam-Präparate und läßt das Eiweiß sehr scharf hervortreten. Die plasmatischen Bestandteile der Zellen, der Zellkern und die Proteinsubstanz der Idioblasten erscheinen mehr oder weniger rot, während die Zellmembranen, die Nukleolen und die Kerne verletzter Zellen sich mehr oder weniger dunkel bis schwarz färben.

Um Fehlerquellen auszuschließen, wurde bei der Herstellung der Schnitte durch die als Ganzes fixierte Blatthälfte sorgfältig vermieden, Flächenschnitte in der Nähe des primären Schnittrandes zu machen. An diesen Schnitten durch die als Ganzes fixierte Blatthälfte konnte weder mit Millonschem Reagens noch mit Säurefuchsin in irgend einer Epidermiszelle Eiweiß in der charakteristischen Form des Idioblastenproteins nachgewiesen werden.

Hingegen traten in den erst nach dem Schneiden fixierten und gefärbten oder mit Millonschem Reagens behandelten Schnitten zahlreiche Epidermiszellen dadurch hervor, daß sich in ihrem Zellsaft rotgefärbte Eiweißmassen in größerer oder geringerer Menge vorfanden. In dünnen Schnitten traten eiweißhaltige Epidermiszellen allenthalben auf, sowohl am Rande des Schnittes als auch in der Mitte, bei dickeren Schnitten hingegen war Eiweiß nur im Zellsaft der den Schnitträndern genäherten Epidermiszellen zu finden.

II. Ein unverletztes Blatt unserer Pflanze wurde senkrecht zum Mittelnerv in mehrere etwa 5—6 mm breite Streifen zerschnitten, und diese Streifen in Alkohol 96 % fixiert. Flächenschnitte durch diese fixierten Streifen, mit Millon oder Säurefuchsin behandelt, zeigen nur in der Nähe der primären Schnittränder auffallende Eiweißmassen im Zellsaft mancher Epidermiszellen, an entfernteren Stellen nicht.

III. Ein lebendes Blatt wurde durch zahlreiche Nadelstiche verletzt und hierauf fixiert. Oberflächenschnitte von diesem Blatte ließen die charakteristischen Eiweißmassen nur in manchen in

nächstem Umkreise der Einstichverletzungen gelegenen Epidermiszellen erkennen, in größerer Entfernung von diesen genau umschriebenen Punkten war nichts derartiges zu finden.

IV. Lebenden Blättern wurde die Epidermis abgezogen und auf Eiweiß geprüft. Die charakteristischen Eiweißmassen waren in zahlreichen Epidermiszellen zu finden.

Durch diese Versuche wurde festgestellt, daß normalerweise, in lebenden, unverletzten Blättern auffallende Eiweißmassen in Epidermiszellen nicht vorkommen; ihr Auftreten in Epidermiszellen wird stets durch Verletzungen des Blattes hervorgerufen, ist also eine pathologische Erscheinung.

Das nach Verletzung des Blattes in manchen Epidermiszellen zu beobachtende Eiweiß stammt aus den subepidermalen Eiweißzellen, aus welchen der eiweißführende Zellsaft nach Verwundung der Epidermis übertritt. Das geht aus folgenden Umständen hervor:

1. Eine eiweißhaltige Epidermiszelle steht immer in nachweisbarem, direktem oder indirektem Zusammenhang mit einem subepidermalen Idioblasten. Es können in der Umgebung einer Myrosinzelle eine (Taf. XI Fig. 26, 27) oder zwei (Taf. XI Fig. 23, 24) selten mehr Epidermiszellen eiweißhaltig sein. Zeigt nur eine einzige dem Idioblasten benachbarte Epidermiszelle die charakteristischen Eiweißmassen, dann steht sie immer in direktem Zusammenhang mit dem darunter gelegenen Idioblasten, was an Flächenschnitten unter dem Mikroskop ohne weiteres leicht konstatiert werden kann. In den Zeichnungen und Mikrophotogrammen kommt diese Tatsache dadurch zum Ausdruck, deß die in die Bildebene projizierten Konturen der beteiligten Zellen mehr oder weniger übereinandergreifen (Taf. XI Fig. 23, 24, 26, 27). Sind es aber zwei oder mehrere Oberhautzellen, welche Eiweiß führen, dann sind zwei Fälle möglich: entweder stehen beide Oberhautzellen mit dem Idioblasten in direkter Berührung (der seltenere Fall), oder aber nur eine, während die zweite an die erstere unmittelbar angrenzt. In letzterem Falle ist die mit dem Idioblasten in direktem Kontakt stehende Oberhautzelle meist in höherem Maße mit Eiweiß erfüllt als die ihr benachbarte (Fig. 23, 24). (Heinricher [9, S. 32] lag offenbar dieser Fall vor). Es empfängt also auch die etwas entfernte Epidermiszelle das Eiweiß aus dem Idioblasten, aber erst durch Vermittlung dazwischenliegender, idioblastennaher Epidermiszellen (Tafel XI, Fig. 23, 24).

2. In den meisten Fällen, in denen Eiweiß in beträchtlicher Menge im Zellsaft von Epidermiszellen zu finden ist, läßt sich eine unverkennbare Abnahme desselben in den darunter liegenden Myrosinzellen konstatieren. Vergleicht man nämlich den Inhalt eines mit einer Eiweiß führenden Oberhautzelle in Verbindung stehenden Idioblasten mit einem normalen, aus dem kein Eiweiß ausgetreten ist, an Säurefuchsinpräparaten, so bemerkt man deutlich eine Differenz in der Farbenintensität des Inhaltes. Der teilweise entleerte Idioblast erscheint bedeutend blasser im Verhältnis zu einem normalen, es wechseln dichte, dunkelrote Partien mit helleren ab, an welchen der Inhalt spärlicher ist, so daß der Idioblast oft ein unregelmäßig fleckiges Aussehen erhält, während der Inhalt normaler Eiweißzellen gewöhnlich als gleichmäßige, je nach der Art der Fixierung klein- bis großkörnige, intensiv rote Masse erscheint. Dasselbe läßt sich bei Behandlung mit Millonschem Reagens erkennen, jedoch nicht so deutlich wie in Säurefuchsinpräparaten.

Die Erscheinung dieser Eiweißwanderung aus einer Zelle in die benachbarte wird dadurch noch interessanter, daß damit in manchen Fällen eine Wanderung des Zellkerns verbunden ist, welche die größte Ähnlichkeit mit den von Miehe (12, S. 105) beschriebenen Kerndurchtritten besitzt, die ebenfalls traumatogen sind. Ich fand nämlich in manchen Epidermiszellen, in welche ein Übertritt von Eiweiß aus benachbarten Idioblasten stattgefunden hatte, zwei Zellkerne vor (Taf. XI Fig. 28), in den Idioblasten dagegen, aus welchen das Eiweiß stammte, keinem, woraus hervorgeht, daß die Zellkerne der Myrosinzellen unter Umständen den Übertritt des Zellsaftes mit dem darin gelösten Eiweiß mitmachen (Taf. XI Fig. 27, 28).

Nun fragt es sich, in welcher Weise der traumatogene Übertritt des Zellsaftes und des Kernes erfolgt. Reißt die trennende Membran zwischen Eiweiß- und Epidermiszelle durch oder erfolgt der Durchtritt durch die Plasmaverbindungen wie in den Mieheschen Präparaten? Darüber läßt sich folgendes sagen. Risse in der Trennungsmembram konnte ich in keinem Falle feststellen, selbst nicht bei nachträglicher Behandlung der Eiweiß- und Kernübertritte zeigenden Schnitte mit Eau de Javelle und Kernschwarz oder Hämatoxylin. In ähnlicher Weise in der Trennungswand eingeklemmte und dadurch hantelförmig eingeschnürte Kerne, wie sie Miehe (12, Taf. XI Fig. 2—4) beschrieben hat, bei welchen jede

Täuschungsmöglichkeit ausgeschlossen ist, habe ich bisher allerdings nicht beobachten können. Allein die Sache unterliegt in unserem Falle größeren Schwierigkeiten als bei Monokotylen.

Vor allem sind die Zellkerndurchtritte bei *Moricandia* ganz bedeutend spärlicher als die Eiweißdurchtritte. Eiweiß findet man in jedem Schnitt durch lebende Blätter in zahlreichen idioblastennahen Epidermiszellen; um eine zweikernige Epidermiszelle zu finden, muß man oft zahlreiche Flächenschnitte durchmustern. Daraus geht hervor, daß nicht jeder Eiweißaustritt aus Myrosinzellen mit einer gleichgerichteten Wanderung des Idioblasten-Zellkernes verknüpft ist, letztere macht vielmehr den Eindruck einer nur unter gewissen Vorbedingungen eintretenden Begleiterscheinung des Zellsaftaustrittes aus den Idioblasten.

Infolge der relativen Seltenheit der Zellkerndurchtritte ist man gezwungen, Flächenschnitte zu beobachten, die eine größere Anzahl von Eiweiß- und Epidermiszellen zu übersehen und zu prüfen gestatten. Dies hat aber für den Beobachter den Übelstand im Gefolge, daß die Durchtrittsmembranen in den allermeisten Fällen in der Horizontalen oder höchstens schief liegen, während der Durchgang der Eiweißsubstanz und des Zellkerns in darauf senkrechter Richtung, also in der Richtung der optischen Achse des Mikroskops erfolgt, so daß sich an Flächenschnitten nur dann mit Sicherheit sagen läßt, der übergetretene Kern liege bereits in der Epidermiszelle, wenn er sich von der Trennungswand etwas entfernt hat. Projiziert sich aber der Kern noch auf die Trennungswand zwischen Eiweiß- und Oberhautzelle, so läßt sich nicht genau entscheiden, ob er bereits übergetreten oder noch in der Eiweißzelle liegt oder endlich, ob er mit einer hantelförmigen Durchschnürung noch in der Membran steckt. Ich habe versucht, aus Flächenschnitten, in welchen ich in der Trennungswand steckende Zellkerne vermutete, Querschnitte herzustellen, um solche hantelförmige Kerne zur Ansicht zu bekommen, es ist mir aber mangels eines Mikrotoms bisher nicht einwandfrei gelungen.

Wenn nun auch ganz unzweifelhaft in der Zwischenwand steckende Zellkerne nicht gefunden werden konnten, so läßt sich schon aus der Tatsache, daß offenbar nirgends ein Durchreißen der trennenden Membranen sich findet, darauf schließen, daß der Übertritt von Eiweißsubstanz und Zellkern der Idioblasten durch die Plasmaverbindungen erfolgt, wie in den Mieheschen Präparaten.

Bezüglich der Schnelligkeit des Eiweiß- resp. Kernübertrittes ist folgendes zu sagen. Eiweißführende und (entsprechend spärlicher) doppelkernige Oberhautzellen ließen sich selbst dann konstatieren, als die Schnitte unter Assistenz sofort nach dem Schneiden in Sublimatalkohol gebracht worden waren, so daß zwischen Schnitt und Fixierung kaum eine Sekunde vergehen konnte. Der Übertritt von Eiweiß und Zellkern ist also ein außerordentlich rascher und muß der Verletzung augenblicklich folgen. In der Tat rufen schon die Bilder, welche manchmal in Flächenschnitten sich bieten, den Eindruck eines plötzlichen und gewaltsamen Hindurchspritzens des Eiweißstoffes bezw. des Zellkerns hervor. Die Figuren 26 und 27 illustrieren dies. In Fig. 26 sieht man eine mittelgroße Epidermiszelle mit ihrem zentralen Zellkern (K) und in der unteren Ecke derselben eine Ansammlung feinkörniger Eiweißmassen, die in der Mikrophotographie schwarz erscheint, im Präparat durch Säurefuchsin rotgefärbt ist und in der Art ihres Auftretens in der dem subepidermalen Idioblasten, dessen Grenzen punktiert angedeutet sind, genäherten Ecke ihre Herkunft und auch die Plötzlichkeit des Durchtrittes erkennen läßt. Fig. 27 zeigt einen ähnlichen Eiweißübertritt, zu welchem sich aber eine Kernwanderung hinzugesellt hat. Man erkennt (Konturen punktiert) einen subepidermalen Idioblasten, eine unregelmäßige Oberhautzelle mit einem Pfropf von durchgepreßter Eiweißmasse in der idioblastennahen Ecke und mitten in diesem Pfropf, durch seine intensiv schwarze Färbung im Präparat und im Photogramm auffallend, den eingewanderten Idioblasten-Kern, der hier eine unregelmäßig-birnförmige Gestalt besitzt. Der der Epidermiszelle eigene Kern tritt, da er in einem anderen Niveau liegt, nur in Form eines dunklen Schattens in der Mitte der Epidermiszelle hervor. Den übergetretenen Idioblasten-Kern in demselben Niveau mit dem zelleigenen Kern der Oberhautzelle zeigt Fig. 28. Die Konturen des Idioblasten scheinen hier sehr deutlich durch.

Am deutlichsten aber gelangt die Plötzlichkeit und Gewaltsamkeit des Eiweißdurchtrittes in den Figuren 23 und 24 zum Ausdruck. In Fig. 23 berührt ein länglicher Idioblast, zum Teil noch mit Eiweiß gefüllt, eine darübergelegene Epidermiszelle (I) an einer Ecke. Der schwarze Fleck in dieser Ecke deutet den Kern der Eiweißzelle an, dessen genaue Lage aus den auf S. 561 angeführten Gründen nicht genau zu erkennen ist. Von dieser Berührungsecke nun führt ein langgestreckter S-förmig gekrümmter

Strom von rotem, körnigem Eiweiß bis zur gegenüberliegenden, die Oberhautzelle (I) von der benachbarten (II) trennenden Seitenwand, durchsetzt dieselbe durch einen Tüpfel und setzt sich noch ungefähr bis zur Mitte dieser zweiten Epidermiszelle fort, um hier zu endigen. — In Fig. 24 endlich, wo die Verhältnisse ganz ähnliche sind, hat der in die zweite Oberhautzelle (II) eingetretene Eiweißstrom etwas geradezu raketenartiges an sich, das die Vehemenz des Vorganges gut illustriert. — In beiden Fällen ist anzunehmen, daß der durchgetretene Eiweißstrahl noch nicht Zeit gefunden hatte, sich in dem Zellsaft der Epidermiszellen zu verteilen und so fixiert wurde.

Der übergetretene Zellkern erscheint in allen Fällen gegenüber den normalen Kernen derselben Pflanze verändert, und zwar erstreckt sich die Veränderung auf die Form und das Farbenspeicherungsvermögen. Normale Idioblasten-Zellkerne erscheinen in Säurefuchsin- und Kernschwarzpräparaten rot mit einem oder mehreren schwarzen Nukleolen und besitzen meist die Gestalt linsenförmig abgeflachter, ovaler oder elliptischer, nicht selten auch breit lanzettförmiger, meist einer Zellwand angedrückter Scheiben (Fig. 23 u. 24). Die übergetretenen Kerne hingegen zeigen eine nahezu vollständig gleichmäßige tiefschwarze Farbe (Fig. 27, 28), wie sie in der Regel Zellkerne verletzter Zellen aufweisen, während ihre Gestalt ganz unregelmäßig wird. In den meisten Fällen habe ich rundliche oder birnförmige, wohl auch etwas eingeschnürte Formen beobachtet (Fig. 27).

Der Eiweiß- und Zellkernübertritt erfolgt stets in der Richtung gegen die Wundstellen hin. Dies ist meist ganz deutlich zu konstatieren. Bei gleichzeitiger Verwundung größerer Zellkomplexe der Epidermis kann allerdings diese Beziehung zwischen Wunde und Durchtrittsrichtung verwischt sein, aber in den meisten Fällen ist sie sehr deutlich (vgl. auch Fig. 23 u. 24). Die in Rede stehenden Kern- und Zellsaftübertritte könnten daher ganz gut als traumatotrope Wanderungen bezeichnet werden, wenn dieser Terminus nicht schon für die von Tangl (21) beschriebenen „traumatropen“ Umlagerungen innerhalb der Zellen vergeben wäre. Ich ziehe daher vor, sie mit dem neutralen Terminus traumatogene Übertritte oder Durchpressungen zu benennen.

Die primär verletzten Zellen sind nicht die Eiweißzellen, sondern Oberhautzellen, und zwar scheint unter Umständen die Verletzung ziemlich weit entfernter, durch zwischenliegende Epidermiszellen von den Idioblasten getrennter Oberhautzellen einen

Übertritt von Idioblasten-Eiweiß zu verursachen. Fig. 23 zeigt einen solchen Fall. Die Zeichnung wurde bereits auf S. 562 erklärt. Hinzuzusetzen ist nur, daß aus der Wandung der mit (II) bezeichneten Epidermiszellen, in welcher ein Strahl von übergetretenem Eiweiß zu beobachten ist, am oberen Ende durch das Messer ein Stück herausgeschnitten wurde. Der in Fig. 24 dargestellte Fall, welcher besonders durch die raketenartige Form des durchgepreßten Eiweißstrahles in der zweiten Epidermiszelle interessant ist, zeigt ebenfalls, daß der Eiweißstrom gegen die Wunde gerichtet ist, nur ist hier eine noch entferntere Epidermiszelle (III) verwundet.

Wenn wir die Größe der beteiligten Epidermiszellen in den zwei Figuren 23 und 24 ins Auge fassen, so sehen wir, daß die Verwundung über recht bedeutende Strecken hinweg als Ursache der Eiweißaustritte wirksam ist. In Fig. 24 sind es ca. 650 μ. Dies stellt aber jedenfalls noch nicht das Maximum der Entfernung dar, über welche hinweg die Verwundung wirksam ist. Angesichts der Ähnlichkeit dieser Vorgänge mit Reizerscheinungen wäre man leicht geneigt, hier von Wundreiz und Reizleitung zu sprechen. Ich vermeide jedoch diese Ausdrücke, da meiner Meinung nach, wie weiter unten ausgeführt wird, wahrscheinlich kein physiologischer, sondern ein rein physikalischer Vorgang vorliegt. — Wenn es nicht in allen Fällen möglich ist, für jeden einzelnen Eiweiß- oder Kerndurchtritt eine bestimmte Epidermiszelle verantwortlich zu machen, so erklärt sich dies aus dem Obigen von selbst. Aber für die weitaus überwiegende Mehrzahl der Fälle ist charakteristisch, daß der aus den Idioblasten austretende Eiweißstrom seine Richtung gegen die Peripherie der Schnitte, also gegen die Wundstellen hin nimmt, bei Verwundung der Blätter durch Nadelstiche gegen die Stichwunden.

Damit hängt noch eine weitere Erscheinung zusammen. Der einzelne Idioblast steht in der Regel mit einer größeren Anzahl von Epidermiszellen in Berührung. Von diesen besitzen die einen große, die anderen nur kleine Berührungsstellen mit dem Idioblasten. Man sollte nun zunächst vermuten, daß der Austritt von Eiweiß aus dem Idioblasten in jene Epidermiszellen am leichtesten erfolgen müsse, welche mit ihm die größten Berührungsflächen haben. Dies ist aber nicht der Fall. Der Eiweißaustritt erfolgt meist in jene Epidermiszelle, die mit der Wundstelle durch die kürzeste Strecke verbunden ist, und dies ist in vielen Fällen gerade diejenige, die von allen mit dem Idioblasten zusammenhängenden die kleinste Berührungsfläche mit diesem hat (Fig. 23).

Welches das weitere Schicksal der beteiligten Zellen ist, ob die Epidermiszellen mit eingedrungenem Eiweiß und Kern, bezw. die Eiweißzellen am Leben bleiben, oder absterben, ob in den traumatogen zweikernigen Epidermiszellen die Kerne miteinander verschmelzen wie bei den Monokotylen nach den Untersuchungen von Němec (13), dies festzustellen habe ich nicht versucht. Soweit sich aber aus dem Aussehen der Zellkerne in fixiertem und gefärbtem Zustand ein Schluß auf die Lebensfähigkeit der Zellen ziehen läßt, so scheinen die beteiligten Zellen, so lange nur Eiweiß aber kein Kern übergetreten ist, durchaus normal zu bleiben. Wenn ein Kernübertritt stattfand, so erscheint nur der übergetretene Idioblasten-Kern krankhaft verändert (vgl. S. 563), während die Epidermiszelle, in welche die Invasion fremder Substanz stattgefunden hat, einen Zellkern besitzt, der sich durch nichts von den Kernen unverletzter Epidermiszellen unterscheidet. Demnach dürften die Epidermiszellen auch in diesem Falle am Leben bleiben.

Bei der oft recht bedeutenden Größe der Eiweiß- und insbesondere der Epidermiszellen dürfte es vielleicht nicht unmöglich sein, durch Applizierung genau lokalisierter, auf eine einzige Epidermiszelle beschränkter Verletzungen mittels feiner Nadeln Eiweiß- und Kernwanderung aus den Idioblasten nach ganz bestimmten Richtungen zu veranlassen und so an lebenden Schnitten unter dem Mikroskop zur direkten Ansicht zu bringen, wenn man zu diesen Versuchen hauptsächlich die mittleren Partien größerer Flächenschnitte wählt, die durch die Schnittwunden nicht affiziert sind.

III. Über das Wesen und die Mechanik der traumatogenen Kern- und Zellsaftübertritte.

Wenn wir bei *Moricandia arvensis* von den Eiweißaustritten zunächst absehen und nur die Kernübertritte in Betracht ziehen, so ergibt sich im wesentlichen deren vollkommene Übereinstimmung mit den von Miehe beobachteten traumatogenen Kernwanderungen bei Monokotylen. Ein genauerer Vergleich wird dies klar machen.

1. In beiden Fällen liegen abnormale, pathologische Prozesse vor, die nur nach Verwundungen auftreten, in unverletzten Pflanzenteilen hingegen nicht zu finden sind.

2. Die Schnelligkeit, mit welcher die Kerne durch die Membranen hindurchgehen, ist in beiden Fällen eine sehr große. Miehe

schreibt z. B. S. 118: „Da sofort nach dem Abziehen (der Epidermis) untersucht wurde, kommen wir also zu dem Schlusse, daß hier eine blitzschnell erfolgende Reaktion des Zellkernes vorliegt.“ Wie oben (S. 562) ausgeführt wurde, gilt von dem Übertritt des Idioblastenzellkernes und der Eiweißsubstanz von *Moricandia arvensis* dasselbe.

3. Auch Miehe fand, daß bei diesen Wanderungen die Durchtrittsmembranen nicht verletzt werden, und zog daraus und aus dem Auftreten von Kernen, die zum Teile in der einen, zum Teile in der benachbarten Zelle steckten, den Schluß, daß selbst so große Zellbestandteile, wie es Kerne sind, unter gewissen Umständen durch die feinen Poren der Zellmembranen hindurch wandern können (12, S. 119). Wie ich schon auf S. 560 bemerkte, gelang es mir bisher nicht, Kerne zu finden, bei welchen kein Zweifel darüber möglich war, daß sie wirklich in der Membran steckten und zum Teile noch in der Myrosin- zum anderen aber schon in der benachbarten Epidermiszelle sich befanden, wenngleich zweifelhafte Fälle einige Male zur Beobachtung gelangten. Da jedoch ein Durchreißen der Trennungswände sicher ausgeschlossen ist, so bleibt nur die Annahme einer Wanderung durch die Plasmaverbindungen übrig.

4. Der Eiweiß- resp. Zellkernaustritt aus einer Eiweißzelle erfolgt bei *Moricandia arvensis* in der Richtung gegen die Wundstelle, also gegen die verletzten Epidermiszellen hin. Daß ein ähnliches Verhalten auch bei den von Miehe beobachteten Kernwanderungen vorliegt, scheint zum mindesten sehr wahrscheinlich zu sein, obwohl Miehe selbst sich darüber nicht mit voller Bestimmtheit äußert. S. 117 seiner Arbeit heißt es: „Die Richtung des Übertrittes ist nicht streng bestimmt, er kann eigentlich überall stattfinden. Eine gewisse Bevorzugung der Richtung ist jedoch augenfällig, indem bei weitem die meisten Kerne an den Querwänden in die nächst obere Zelle eintraten oder doch nahe dabei an den Längswänden in die Nachbarzellen. Da ich nun von oben nach unten (die Epidermis) abgezogen hatte, war die Richtung des Übertrittes derjenigen des Abziehens gerade entgegengesetzt“ — also gegen die Wundstellen hin gerichtet wie bei *Moricandia*. Weiterhin sagt Miehe (12, S. 124): „Die Richtung des Übertrittes an abgezogenen Epidermisstreifen von *Allium* ist im allgemeinen derjenigen des Abziehens entgegengesetzt. Durch das Abziehen werden sukzessive an den Stellen, wo die Loslösung erfolgt, die

Zellen, sagen wir zunächst, irgendwie alteriert. Infolgedessen treten nach unserer Anschauung die Kerne der folgenden, noch nicht alterierten Zellen über, gegen die Richtung des Abziehens". Es ist nun allerdings zuzugeben, daß durch diese Versuche Miehes volle Sicherheit über die Richtung der Kernübertritte in Monokotylepidermen nicht geschaffen ist, da Miehe nur Abziehpräparate genauer untersuchte, bei welchen wegen der Ausdehnung der Verletzungen die Übertrittsrichtungen ihre volle Klarheit und Bestimmtheit einbüßen. Ein genaueres Studium dieser Vorgänge, bei welchen streng lokalisierte Verletzungen in Anwendung gebracht werden müßten, werden höchstwahrscheinlich die vollständige Übereinstimmung beider Vorgänge in bezug auf die Richtung der Wanderung erwiesen. Leider hat Nestler, welcher streng lokalisierte Wunden an Monokotylenepidermen studiert hat, nur zweikernige, nicht aber auch kernlose Zellen (14, Fig. 2, 37) abgebildet, obwohl er sie erwähnt, sonst hätte aus der relativen Lage der zweikernigen und kernlosen Zellen zur Wundstelle auf die Richtung der Kernwanderung geschlossen werden können. Daß er die Zweikernigkeit anders deutet, entsprach den damaligen Kenntnissen. Vollkommen exakte Versuche zur Entscheidung dieser Frage wurden auch von Němec (13) und Schürhoff (16), die sich nach Miehe mit traumatogenen Kernübertritten beschäftigten, nicht unternommen. Die Arbeit Němecs ist mir allerdings nur aus dem Autorreferat des Bot. Centr. bekannt (1905, S. 568).

5. Auf S. 563 habe ich auf die veränderte Gestalt und Farbenspeicherung der übergetretenen Kerne hingewiesen. Ähnliches hat auch Miehe bei seinen Kerndurchtritten konstatiert (12, S. 120). Desgleichen auch Schürhoff (16, S. 376) bei *Iris*.

Der Vergleich der von Miehe beobachteten Kernübertritte in Monokotylen-Epidermen mit den Kernwanderungen bei *Moricandia arvensis* weist demnach, wie gezeigt wurde, eine Reihe von übereinstimmenden Momenten auf, so daß es gestattet sein muß, beide Vorgänge als wesensgleich zu betrachten. Das Charakteristische der bei *Moricandia* beobachteten Vorgänge ist aber gar nicht in den Kernübertritten gelegen; diese sind vielmehr, wie schon ihre relative Spärlichkeit gegenüber den Eiweißübertritten zeigt, etwas anscheinend akzessorisches, gelegentliche Begleiterscheinungen der Eiweißübertritte. Letztere stellen hier das wesentliche Moment vor. Da aber die Proteinsubstanz der Eiweißzellen im Zellsaft gelöst ist, so haben wir es hier mit Zellsaftübertritten zu tun. Die

manchmal damit verbundenen Kernübertritte sind sekundäre Erscheinungen, von welchen später noch die Rede sein wird.

Die unzweifelhafte Tatsache der sekundären Natur der Kernübertritte bei *Moricandia* gestattet aber einen Rückschluß auf die von Miehe und anderen bei Monokotylen beobachteten Kernübertritte, bei welchen Zellsaftübertritt nicht wahrgenommen wurde. Liegt hier nicht ein wesentlicher Unterschied vor? Meiner Meinung nach nicht. Gestützt auf die bezüglich der Kernübertritte vollständige und auffällige Übereinstimmung beider Erscheinungen glaube ich vielmehr, daß auch bei den Vorgängen in Monokotylenepidermen ein Übertritt von Zellsaft aus den unverletzten in die primär verletzten Zellen stattfindet, ja daß dieser bei allen derartigen Vorgängen die Hauptrolle spielt, während die beobachteten Kernübertritte nur sekundäre Erscheinungen sind, durch welche der sonst unsichtbar verlaufende Vorgang in Erscheinung tritt. Bei *Moricandia arvensis* tritt aus den Eiweißzellen ein Zellsaft über, welcher fällbar und färbbar ist, d. h. also nachweisbare Spuren seiner Wanderung zurückläßt. In Monokotylenepidermen ist das eben nicht der Fall. Trotzdem sich aber hier durch Fixierung und Färbung nur die Kernübertritte konstatieren lassen, da der Zellsaft auch bei dieser Behandlung farblos und unsichtbar bleibt, so läßt sich doch aus der vollkommenen Übereinstimmung der Kernübertritte allein, wie sie oben (S. 565) nachgewiesen wurde, mit größter Wahrscheinlichkeit auf eine vollständige Identität der besprochenen Vorgänge in den Monokotylenepidermen einerseits und in den Blättern von *Moricandia arvensis* anderseits schließen. Wäre im Zellsaft der Idioblasten von *Moricandia* keine gerinnende und tinktionsfähige Proteinsubstanz enthalten, so wäre auch in diesem Falle der einzige sichtbare Ausdruck für die Wirkung der Epidermisverletzung nur in gelegentlichen Kernübertritten gegeben. Als Resultat der obigen Erwägungen ist also festzuhalten: Die traumatogenen Kernübertritte aus Myrosin- in Epidermiszellen der Blätter von *Moricandia arvensis* sind sicher, die von verschiedenen Forschern in Monokotylen-Epidermen beobachteten Kernübertritte höchstwahrscheinlich nur Begleiterscheinungen von traumatogenen Zellsaftübertritten. Oder besser gesagt, beide sind nur Teilerscheinungen von Zellinhaltsaustritten überhaupt.

Es liegt nun nahe, nach den wirkenden Kräften der Zellsaftübertritte zu fragen. Folgende Möglichkeiten liegen am nächsten:

1. Die traumatogenen Kern- und Zellsaftübertritte sind zurückzuführen auf aktive Bewegungen und Kraftäußerungen der lebenden Kerne und Protoplasten, wenngleich die Beteiligung der letzteren nicht sichtbar ist; 2. Die Zellkerne werden passiv durch einseitige Turgorwirkungen, die infolge der Verletzungen benachbarter Zellen auftreten, durch die Membranporen hindurchgepreßt. Schon Miehe (12, S. 125) erörtert eine ähnliche Ansicht: „Dann könnte man daran denken, daß vielleicht sehr kleine Verletzungen der Hautschicht an den Membranporen stattfänden, kleine Löcher entständen, durch welche der Kernsaft[1]) samt dem Kern mit großer Gewalt herausgespritzt würde, wenn wir gleichzeitig eine Verminderung des Turgors der Nebenzellen annehmen . . . Auf diese Weise könnte das Phänomen rein physikalisch begriffen werden."

Gegen die erstere Annahme sprechen folgende Gründe:

1. Vor allem schon die von Miehe (12, S. 119 und Fig. 3 und 4), später auch von Schürhoff (16, S. 376) beobachtete Erscheinung, daß ein Kern manchmal durch zwei verschiedene, oft diametral getrennte Membranporen gleichzeitig in zwei verschiedene Nachbarzellen einzudringen sucht, eine Tatsache, die unter dem Gesichtspunkt einer aktiven Wanderung des Zellkernes einfach unverständlich wäre, da dies einer Selbstvernichtung oder Selbstzerreißung des Zellkerns gleichkäme. Hingegen ist nach der zweiten Annahme leicht einzusehen, daß der aus dem Zellinnern durch Turgordruck nach außen gepreßte Zellinhalt alle im Wege liegenden plastischen Bestandteile, also auch die Zellkerne durch die Membranporen mit hinauszupressen suchen wird. Daß dies gelegentlich auch durch mehrere naheliegende Membranporen geschehen wird, ist einleuchtend, da der große Zellkern mehrere solcher Membranporen verstopfen kann. Auch der Fall, daß ein Zellkern nach zwei diametral entgegengesetzten Richtungen auseinander gepreßt wird, um in zwei ganz verschiedene und entgegengesetzt gelagerte Zellen teilweise einzudringen, ist nach der zweiten Annahme ohne weiteres in der Weise zu deuten, daß rechts und links von der in Rede stehenden Zelle mit dem diagonal auseinandergezogenen Zellkern je eine Nachbarzelle verletzt, also ihres Turgors beraubt wurde. Der Inhalt der median zwischen den verletzten Zellen gelegenen turgeszenten Zelle spritzt daher nach zwei verschiedenen, entgegengesetzten Richtungen aus der Zelle

1) sic! Ob Miehe nicht eigentlich Zellsaft sagen wollte?

hinaus, nimmt den zentral gelegenen Kern nach beiden Seiten mit, zerrt ihn auseinander und preßt ihn noch teilweise in die Membranporen hinein (vgl. Schürhoffs Abbildung Fig. 36).

2. Folgende Beobachtung Schürhoffs an einem ebensolchen durch zwei fast diametral gegenüberliegende Membranporen gleichzeitig zum Teil hindurchgepreßten und dabei bandförmig auseinander gezogenen Kern kann ebenfalls nur als passives Durchgepreßtwerden gedeutet werden: „Man sah dann, daß sich in der Zelle, der der Kern angehörte, die Kernmasse vor den Durchtrittsporen staute. Ein Zeichen dafür, daß eine wirkliche „Durchpressung“ [1]) stattfand“ (S. 376 u. Fig. 36). Über die durchpressende Kraft hat sich Schürhoff nicht geäußert, aus der Fassung des obigen Zitates geht aber hervor, daß er die Passivität des Kernes wenigstens fühlte, ohne sie auszusprechen. Die Kernübertritte werden von ihm auch konsequent „Kerndurchpressungen“ genannt, eine Bezeichnung, die tatsächlich auf sie sehr gut paßt und ihre Passivität involviert.

3. Läßt sich schon mit diesen Tatsachen die Annahme einer physiologischen Aktivität des Zellkerns nicht gut vereinigen, so wird diese Ansicht vollständig hinfällig angesichts der Tatsache, daß an den Durchtrittsbewegungen bei *Moricandia* sich auch der Zellsaft oder vielmehr dieser in erster Linie beteiligt. Der Zellsaft hat keine selbständige aktive Beweglichkeit. Die mit großer Gewalt vor sich gehende Durchtrittsbewegung (vgl. Taf. XI, Fig. 23 und 24) könnte ihm nur vom aktiven Protoplasten und Zellkern erteilt worden sein. Da jedoch die Durchtrittsbewegung aus den subepidermalen Idioblasten in die Epidermiszellen blitzschnell erfolgt und hiebei, wie die mikroskopischen Bilder und auch die Zeichnungen zeigen, recht bedeutende Massen über lange Strecken durch mehrere Zellen hindurch transportiert, in einem kurzen Augenblick also sehr große Arbeit geleistet wird, so ist eine aktive Tätigkeit des langsam arbeitenden Protoplasma's bei diesen Vorgängen wohl ausgeschlossen, Die Erscheinung macht vielmehr durchaus den Eindruck, durch ausgelöste Spannkräfte bewirkt zu sein. Daß hier nur die Turgorspannung der Zellen in Betracht kommen kann, ist klar. Wir haben uns demnach vorzustellen, daß die plötzliche Erniedrigung des Turgors einer Zelle durch das Anschneiden derselben oder durch das Abziehen der Epidermis für alle benachbarten Zellen eine einseitige Aufhebung des Gegen-

1) Die Gänsefüßchen rühren von Schürhoff her.

druckes bedeutet und ein rein physikalisches Herausspritzen des Inhaltes der turgeszenten Nachbarzellen in der Richtung des geringsten Gegendruckes, also in die verletzte Zelle hinein bewirkt. Dadurch erfolgt aber in eben diesen Nachbarzellen der primär verletzten Zelle eine Herabsetzung des Druckes, so daß wieder deren Nachbarzellen ihren Inhalt teilweise durch die Membranporen in die primären Nachbarzellen ergießen und so fort mit abnehmender Intensität in einem gewissen Umkreis um die verletzte Zelle herum. Anders ausgedrückt: die traumatogenen Übertrittserscheinungen von Inhaltsbestandteilen der Zellen sind aufzufassen als ein physikalischer Ausgleich von Turgordifferenzen. Die Übertritte erfolgen aus Zellen mit höherem in solche mit plötzlich erniedrigtem oder ganz aufgehobenem Turgordruck.

Durch diese physikalische Deutung wird die relative Spärlichkeit von Kerndurchpressungen gegenüber den Eiweißdurchtritten bei *Moricandia* leicht verständlich. Auf die Fragen, weshalb der Eiweißübertritt nicht stets von dem gleichgerichteten Durchtreten des Idioblastenkernes begleitet ist, weshalb manchmal selbst nicht übergetretene Idioblastenkerne krankhaft verändert sind und in diesem Falle stets in nächster Nähe der Durchtrittsstelle der Proteinsubstanz liegen, ergibt sich folgende einfache Antwort: Das Übertreten oder Nichtübertreten des Idioblastenkernes hängt von seiner jeweiligen, rein zufälligen Lage in dem kritischen Momente der Verletzung einer idioblastennahen Epidermiszelle ab. Die Eiweißzellen älterer Blätter haben einen wandständigen Zellkern, welcher verschiedene Lage haben kann. Sehr häufig liegt er einer Trennungswand zwischen dem Idioblasten und einer benachbarten Epidermiszelle an. Wird nun bei der Herstellung des Schnittes gerade in dieser Epidermiszelle der Turgor — direkt oder nach dem obigen auch indirekt — herabgesetzt, so wird nicht nur der Zellsaft, sondern auch der Kern der Myrosinzelle durch einen Membranporus in die Epidermiszelle hinübergespritzt, andernfalls, wenn die Lage des Idioblastenkernes eine andere ist — weit weg von der Übertrittsstelle — dann tritt eben nur der Zellsaft und höchstwahrscheinlich stets auch etwas wandständiges Plasma über. Liegt endlich der Zellkern etwas abseits von der Durchtrittsstelle aber doch nicht ganz außerhalb des Bereiches des austretenden Zellsaftstromes, so wird er teilweise mitgerissen, der Durchtrittsstelle genähert und dadurch etwas krankhaft verändert, jedoch ohne überzutreten. Schließlich kann die Turgorkraft gerade noch ausreichen,

den mitgerissenen Kern in den Membranporus hineinzupressen ohne ihn vollständig hindurchzubringen, welchen Fall Miehe und andere mehrfach beobachtet haben. Mir ist es bei *Moricandia arvensis* aus den auf S. 561 erörterten Gründen nicht gelungen, einen ganz einwandfreien Fall dieser Art zu Gesicht zu bekommen.

Das plötzliche Mitgerissenwerden der Zellkerne gegen die Wunde, jedoch ohne Durchtritt, wurde auch von Schürhoff bemerkt: „Sofort[1]) nach der Verwundung findet eine Reaktion statt, indem die Kerne der Nachbarzellen sich der Wundseite anlegen“ (16, S. 375). Aus dieser Beobachtung (an *Tradescantia*) ist zu schließen, daß manche bisher als physiologisch angesehene „traumatrope“ Kernwanderungen, sich bei genauerer Prüfung (insbesondere der Reaktionszeit) als pathologisch herausstellen dürften.

Gegen die rein physikalische Deutung spricht scheinbar der Umstand, daß bei *Moricandia* sich die Kerne der Epidermiszellen nicht an der Wanderung beteiligen. Bei Annahme physikalischer Wirkungen sollte man erwarten, daß auch die Kerne der den verletzten Zellen benachbarten Epidermiszellen in die verletzten übertreten. Dagegen ist vorzubringen, daß ja auch bei Monokotyledon in ausgewachsenen, also älteren Blättern ein Übertreten der Epidermiszellkerne nicht stattfindet, was hier wie dort wahrscheinlich denselben Grund haben dürfte: die Lage der Zellkerne in älteren Epidermiszellen. Bei *Moricandia* wenigstens liegen sie meist in der Mitte der Oberhautzellen, einer der beiden Horizontalwände angepreßt, während sie die Seitenwände, durch welche der wandernde Zellsaft seinen Weg nimmt und von wo sie gelegentlich auch mitgerissen werden könnten, freilassen. Bei den nicht unbedeutenden Dimensionen der Epidermiszellen sind sie daher dem Wirkungsbereiche des Zellsaftstromes so ziemlich entzogen. Bei jungen Epidermen mit ihrem relativ geringen Zellsaftraum und den kleineren Ausmessungen ist die Möglichkeit, mit dem Zellsaftstrome, der bei Verwundungen aus den unverletzten in die verletzten Zellen übertritt, mitgerissen zu werden für die Zellkerne naturgemäß bedeutend größer. Deshalb halte ich es nicht für unwahrscheinlich, daß man ähnliche Kernübertritte auch bei jungen Dikotylenorganen — vielleicht gerade auch bei *Moricandia arvensis* — wird finden können. Und wenn Schürhoff in einigen Fällen selbst bei Monokotylen, die mit Absicht auf das Vorkommen von Kernübertritten nach Verwundungen geprüft wurden, keine solchen konstatieren konnte,

---

1) Sperrung von mir.

so dürfte das wahrscheinlich darauf zurückzuführen sein, daß zu alte Pflanzenteile untersucht wurden.

Ein weiterer Einwand gegen die hier vorgetragene physikalische Auffassung der Übertrittsphänomene ist schon in einer Erwägung Miehes (12, S. 124) enthalten: „Nicht jede beliebige Verletzung einer Zelle hat den Übertritt des Nebenkernes zur Folge, wie man ja überall beobachten kann. Schneidet man ein Haar von *Tradescantia virginica* entzwei, so geschieht in der Nebenzelle gar nichts. Es müssen also noch ganz spezielle Bedingungen zu erfüllen sein, um den geschilderten Effekt herbeizuführen. Die plötzliche Erniedrigung des Turgors einer Zelle hat allein noch keinen Einfluß auf den Kern der Nebenzelle".

Was zunächst die Staubfadenhaare von *Tradescantia* betrifft, so ist es noch nicht vollständig ausgemacht, daß in der Nebenzelle der durchschnittenen Zelle wirklich gar nichts geschieht. Ein eventueller Zellsaftaustritt könnte vollständig unbemerkt dennoch stattfinden. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß in diesem und in ähnlichen Fällen in manchen Nebenzellen wirklich nichts verändert wird. Im Gegenteil bin ich ebenfalls der Ansicht, daß „ganz spezielle Bedingungen erfüllt sein müssen, um den geschilderten Effekt herbeizuführen", um mit Miehe zu reden. Daß bei *Moricandia* ganz besondere Einrichtungen und Beziehungen zwischen Myrosin- und Epidermiszellen getroffen sind, wie sie sonst bei keiner Crucifere beobachtet wurden, ist im ersten Kapitel des näheren geschildert. Über die eventuelle physiologische Bedeutunng dieser Einrichtungen wird noch später die Rede sein. Hier interessiert aber vor allem die auffällige Tatsache, daß die Eiweiß- und Kerndurchtritte aus den Myrosinzellen ausschließlich in benachbarte Epidermiszellen und, wenigstens meiner Beobachtung nach, nie in benachbarte Parenchymzellen hinein erfolgt. Wenn ausschließlich nur die plötzliche Erniedrigung des Turgors einer Zelle für den Inhaltsaustritt aus den Nebenzellen verantwortlich zu machen wäre, dann könnte eine derartige Beschränkung in der Übertrittsrichtung nicht statthaben. Bei den Monokotylen ist nach Miehe eine derartige Beschränkung nicht vorhanden, die Kerne treten hier aus der Epidermis auch ins tiefer liegende Parenchym über (12, S. 117). Wenn aber bei *Moricandia* eine Inhaltsdurchpressung aus dem Idioblasten in benachbarte Parenchymzellen nicht stattfindet, so kann das meiner Meinung nach nur darin begründet sein, daß die Parenchymzellen mit den Idioblasten entweder durch gar keine oder

nur durch sehr enge Membranporen in Verbindung stehen, während die Membranporen zwischen Eiweiß- und Epidermiszellen und zwischen Epidermiszellen untereinander offenbar recht weite sein müssen. Über Verschiedenheiten im Kaliber der „Plasmaverbindungen" ist allerdings, soviel ich weiß, nicht viel bekannt, immerhin steht fest, daß Verschiedenheiten und zwar bei einer und derselben Pflanze existieren. Ich verweise nur auf die großen Poren in den Querwänden der Siebröhren und auf die schwer nachzuweisenden Plasmodesmen zwischen Epidermis- und Schließzellen. Wenn wir ferner bedenken, daß die Siebröhren unter sich durch große, mit den seitlichen Nachbarzellen aber jedenfalls nur durch kleinkalibrige Membranporen verbunden sind, so ist an der Annahme, daß die Verbindungen der subepidermalen Eiweiß-Idioblasten von *Moricandia* mit den Epidermiszellen groß-, mit den benachbarten Parenchymzellen aber kleinkalibrig sind, gar nichts Unwahrscheinliches. Wie man also sieht, sehe ich in dem verschiedenen Kaliber der Membranporen die speziellen Bedingungen dafür, ob Übertritte und in welcher Richtung sie stattfinden müssen.

Als Konsequenz der Ansicht von dem rein physikalischen Ablauf der hier behandelten Phänomene ergibt sich die Forderung, daß bei genauerer Untersuchung außer dem Zellkern und Zellsaft überhaupt alle flüssigen und plastischen Zellbestandteile traumatogene Übertritte zeigen müssen, also auch das Protoplasma und eventuell vorhandene Plastiden. Der Nachweis, daß auch diese Inhaltsbestandteile der Zelle traumatogen übertreten können, steht aber noch aus. Daß Plasmadurchtritt bei *Moricandia arvensis* nicht beobachtet wurde, liegt vielleicht nur an der diesem Zwecke nicht angepaßten Methode. Durch bessere Fixierung und Anwendung besonderer kombinierter Färbungen wird sich das übergetretene Plasma von dem im allgemeinen sich gleichsinnig färbenden übergetretenen Protein der Idioblasten vielleicht durch eine besondere Struktur oder Tinktion differenzieren lassen. Zum mindesten sind wohl nach Analogie der Veränderungen, welche der durchgepreßte Zellkern in seinen Struktur- und Tinktionseigenschaften erleidet (vgl. S. 563 und Miehe, 12, S. 120), ähnliche Veränderungen auch an dem durchgetretenen Protoplasma mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, durch welche auch eine Unterscheidung vom zelleigenen Protoplasma möglich sein könnte. Das gleiche gilt auch von eventuell gleichfalls traumatogen übertretenden Chloro- oder Leukoplasten.

Die hier vorgetragene Ansicht von dem Wesen der traumatogenen Kernübertritte im allgemeinen und der Proteindurchtritte in den Laubblättern von *Moricandia* im besonderen ist übrigens meiner Meinung nach bis zu einem gewissen Grade einer experimentellen Prüfung zugänglich. Ist nämlich tatsächlich die Aufhebung des Turgordruckes in einer verletzten Zelle die Ursache für das Eindringen des Inhaltes der turgeszenten Nachbarzellen durch die Plasmodermen in die verletzte Zelle hinein, so muß auch eine nicht durch Verletzung der Membranen, sondern auf irgend eine andere Art erzielte Herabsetzung des Turgors einer Zelle in den Nachbarzellen die gleiche Wirkung hervorrufen. Es wird sich also darum handeln, in bestimmt lokalisierten Zellen oder Zellkomplexen den Turgordruck mit genügender Raschheit, aber ohne Verletzung der Membranen herabzusetzen, was durch partielles Eintauchen von geeignetem Material (*Moricandia* und jugendliche Monokotylen) in stark Wasser entziehende Medien unschwer zu erreichen sein dürfte. In so behandelten und hierauf sorgfältig fixierten Objekten zur Beobachtung gelangende Kernübertritte bei Verwendung von jungen Monokotylen-Organen und (mindestens) Eiweißübertritten aus den Idioblasten bei Blättern von *Moricandia* würden für die Richtigkeit unserer Hypothese sprechen.

Zur einseitigen Herabsetzung des Turgors, also zur Erzeugung von plötzlichen Turgordifferenzen in Geweben durch partielles Eintauchen eignen sich aber auch unsere gebräuchlichen Fixierungslösungen, weshalb auch diese (insbesondere die alkoholischen) zu den Versuchen heranzuziehen wären, um so mehr, als der Ausfall der Versuche nicht nur in dem oben behandelten Zusammenhang, sondern auch in manch anderer Hinsicht von besonderem Interesse wäre. Es mehren sich nämlich die Beobachtungen scheinbar normal verlaufender oder doch nicht sicher pathologischer Kernübertritte von Zelle zu Zelle. Ich verweise zunächst auf die merkwürdigen Beobachtungen Arnoldis (2) über die Entstehung der Hofmeisterschen Körperchen in den Eizellen der Abietineen. Arnoldi behauptet bekanntlich, daß die Hofmeisterschen Körperchen nichts anderes seien als die aus den Deckschichtzellen durch Membranporen in die Eizelle übergetretenen Zellkerne. Ferner haben in allerjüngster Zeit Kurssanow (11, S. 91) und vor ihm schon Christmann (5) Kernübertritte zwischen anscheinend rein vegetativen Zellen gewisser Rostpilze beobachtet, welche die beiden Forscher geneigt sind „als eine pathologische Erscheinung,

— als Resultat einer einseitigen Wirkung der Fixierungsflüssigkeit zu betrachten" (11, S. 82). Endlich fällt auch die Kontroverse zwischen Blackmann (3, 4) und Christmann (5, 6) über die Art der Sexualität der Rostpilze, von der Kurssanow (11, S. 81) berichtet, und der Vermittlungsversuch Olives (15) in den Bereich dieser Überlegungen. Bei eingehenderem Studium der Literatur, als es mir bisher vergönnt war, dürften wohl noch zahlreichere hierher gehörige Beobachtungen zu finden sein.

Wenden wir uns zunächst den Beobachtungen Arnoldis zu, an deren Realität wohl kaum zu zweifeln ist. Aber selbst, wenn wir die von Arnoldi beschriebenen Vorgänge mit Stopes und Fujii (20, S. 13) als Artefakte oder abnormale Phänomene auffassen, so bleibt doch die Frage nach ihrem Zustandekommen offen. Meiner Meinung nach kommen nun zur Erklärung der Erscheinung zwei Möglichkeiten in Betracht. Einerseits kann der Übertritt der Zellkerne der Deckschichtzellen durch die Membranporen in die Eizelle durch eine unsichtbare Verletzung der Membran der Eizelle (oder einer mit dieser in inniger Verbindung stehenden peripheren Zelle — etwa einer Kanal- oder Halszelle des Archegoniums?) infolge Quetschung oder Zerrung bei der Präparation verursacht, also ebenso traumatogen sein wie die Übertritte bei *Moricandia* und den Monokotylen, anderseits aber — und dies halte ich für wahrscheinlicher — könnte einseitige, ungleichmäßige Einwirkung des Fixierungsmittels die Übertrittsphänomene hervorrufen. Gerade in histologisch differenzierten Gewebekomplexen mit ungleich verdickten und infolgedessen auch ungleich durchlässigen Membranen wie den Samenknospen ist ein sehr ungleichmäßiges Vordringen des Fixierungsmittels mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, am raschesten dürfte es jedenfalls auf demselben Wege in die Samenknospe eindringen, den auch der Pollenschlauch auf seiner Wanderung zur Eizelle einschlägt, da dieser Weg infolge seiner Dünnwandigkeit und Saftigkeit wahrscheinlich den geringsten Widerstand entgegensetzt, nämlich durch die Mikropyle, die obere Partie des Nucellus, den Halsteil und die Bauchkanalzelle des Archegoniums. Auch der Pollenschlauch selbst könnte als Eintrittspforte geringsten Widerstandes in Frage kommen. Bis zur Eizelle gelangt, müßte das Fixierungsmittel deren Turgordruck plötzlich herabsetzen, und „die große Eizelle müßte bei Änderung ihres Turgors ihre gesamte Umgebung beeinflussen", sagt schon Miehe bei Diskussion der Arnoldischen Resultate, hierbei jedoch nur an „normale", physio-

logische Turgorschwankungen denkend (12, S. 126). Das Übertreten der Kerne der Deckschichtzellen im ganzen Umkreis der Eizelle und oft durch mehrere Deckschichtzellen hindurch von einer peripheren Zelle zur nächsten zentralen (Arnoldi 2, S. 200) wäre auf diese Weise als durch einseitige Wegnahme des Turgordruckes veranlaßtes Ausströmen des Inhaltes der Deckschichtzellen, das in den konstatierbaren Kerndurchtritten in Erscheinung tritt, leicht verständlich. Wenn auch nicht geleugnet werden soll, daß diese Ansicht von der Entstehung der Arnoldischen Kernübertritte durchaus hypothetisch ist, so ergibt sich immerhin aus ihrer zweifellosen Möglichkeit die Forderung, unsere Fixierungsmittel einmal mit bewußter Absicht auf ihre eventuelle Verursachung derartiger Erscheinungen zu prüfen resp. ihre diesbezügliche Einwandfreiheit festzustellen.

Ob nicht der Übertritt von angeblich aus dem Nukleolus der Deckschichtzellen stammenden Proteinkörnchen oder plastidenähnlichen Gebilden durch die Trennungsmembranen in das Cytoplasma der Eizelle einiger Gymnospermen (Arnoldi 1, S. 46 ff. u. a.) in ähnlicher Weise als durch einseitige Einwirkung des Fixierungsmittels hervorgerufen erklärt werden kann, wäre ebenfalls zu erwägen, obgleich nicht übersehen werden soll, daß diese Übertritte anscheinend nur in einer bestimmten Periode der Entwicklung der Samenknospen beobachtet wurden. Aber können nicht gerade in dieser Periode die besonderen Bedingungen für eine derartige einseitige Einwirkung des Fixierungsmittels realisiert sein? (z. B. das Vorgedrungensein des Pollenschlauches bis zur Eizelle oder Bauchkanalzelle?). Daß Plastiden gleichfalls traumatogen übertreten müssen, ist ja eine der oben aufgestellten Forderungen meiner Hypothese von dem rein physikalischen Charakter derartiger Erscheinungen. Nur eine Tatsache scheint dieser Hypothese in dem vorliegenden Falle eine ernstliche Schwierigkeit zu bereiten, nämlich die Beobachtung von Stopes und Fujii, daß die erwähnten nukleolen- und plastidenähnlichen Gebilde (protein grains) Stärkekörnchen führen (20, S. 22), deren Wanderung durch die Plasmodesmen zunächst allerdings etwas unwahrscheinlich ist. Die beiden letztgenannten Forscher haben denn auch (infolge besserer Fixierungsmethode?) derartige Übertritte nicht beobachtet. Jedenfalls ist auch hier eine kritische Nachprüfung der kontroversen Angaben unter Anwendung zuverlässiger Methoden vonnöten. Dasselbe gilt auch von den Beobachtungen Kurssanows (11) und Christ-

mans (5, 6) anläßlich ihrer Untersuchungen über die Sexualität der Rostpilze. Ich kann nicht umhin, einige Zeilen aus Kurssanows Arbeit wörtlich hierherzusetzen:

„Bekanntlich besteht zwischen Blackman und Christman, den eigentlichen Entdeckern der Sexualität bei den Rostpilzen, eine nicht unwesentliche Differenz in der Beschreibung der zur Bildung der zweikernigen Generation führenden Konjugationsweise. Nach Blackman (3) wandert bei der von ihm untersuchten Form (*Caeoma* von *Phragmidium violaceum* Wint.) der Zellkern einer gewöhnlichen vegetativen Zelle in eine andere speziell differenzierte fertile (weibliche) Zelle hinein, welche mit einem besonderen trichogynähnlichen Anhang versehen ist. Dadurch entsteht dann die zweikernige Zelle, von welcher die weitere Entwicklung ausgeht. Nach Christman aber (5) wird die Zweikernigkeit der fraglichen Zelle dadurch erreicht, daß zwei vollständig gleich differenzierte Zellen kopulieren (hauptsächlich wurde *Phragmidium speciosum* Fr. untersucht). Mit einem Worte, nach Blackman gibt es hier eine Hetero- oder Oogamie, nach Christman eine Iso- oder Zygogamie“ . . . (11, S. 81).

„In einer unlängst veröffentlichten Arbeit versucht Olive (15) diese Differenz auszugleichen, indem er, eine gewisse Mittelstellung einnehmend, teilweise dem einen, teilweise dem anderen Autor recht gibt“ . . . „Bei der Konjugation kann sich nach Olive entweder eine breite Öffnung zwischen den beiden Zellen bilden, so daß ihre Protoplasten sich direkt vermischen, wie es auch bei Christman geschildert wird, oder es bildet sich eine enge Öffnung, und dann schlüpft nur der Kern der kleineren Zelle in die größere hinein. Beide Vorgänge kann man bei einer und derselben Form an demselben Präparate beobachten; zwischen ihnen besteht kein prinzipieller Unterschied, aber sie erklären nach Olives Meinung in hinlänglicher Weise den scheinbaren Widerspruch zwischen den Angaben Blackmans und Christmans“ (11, S. 82).

Auf Grund eigener Untersuchungen an *Puccinia peckiana* Howe schließt Kurssanow: „Sein (Olives) Versuch, den Widerspruch zwischen Blackman und Christman auszugleichen, hat deshalb keinesfalls allgemeine Gültigkeit. Die Differenz in der Konjugationsweise, die von genannten Forschern konstatiert wurde, kann nicht weggeleugnet werden. Sie hängt hauptsächlich natürlich von den Artdifferenzen der untersuchten Formen ab, zuweilen aber drängt sich der Gedanke auf, ob nicht auch jenes pathologische Über-

wandern der Kerne eine gewisse Rolle spielte, von welchem Christman spricht und welches auch bei unserer Form neben der normalen Konjugation manchmal beobachtet wurde" (11, S. 91).

Dieses Zitat zeigt zunächst, welche Verwirrung durch den Mangel genauerer Kenntnisse über die Bedingungen der pathologischen Kernübertritte bereits angerichtet ist; was der eine Forscher für normal und physiologisch hält, ist dem andern abnormal und pathologisch, ohne daß der eine wie der andere seine Anschauung genauer zu begründen in der Lage wäre. Die Grenze zwischen normalen sexuellen und pathologischen pseudosexuellen Kernwanderungsphänomenen erscheint hier vollständig verwischt. Wir haben zurzeit aber kein Kriterium dafür, ob und unter welchen Umständen ein derartiger strittiger Kopulationsvorgang normal, wann er pathologisch ist, eventuell verursacht durch Membranverletzung oder einseitige Wirkung der Fixierungsflüssigkeit. Ein solches Kriterium wird nur durch genaueres Studium experimentell mit verschiedenen Mitteln erzeugter Inhaltsübertritte im allgemeinen und ihrer Beziehungen zu den Fixierungsmitteln im besondern zu ermitteln sein. Auf die Notwendigkeit solcher Untersuchungen sei daher nochmals nachdrücklich hingewiesen.

Doch nehmen wir einmal an, die von Olive bei Rostpilzen beobachteten Arten sexueller Vereinigungen (vgl. S. 578) seien beide normal, was wir umso eher tun können, als es ja tatsächlich sexuelle Vorgänge, insbesondere bei Pilzen, gibt, die ähnlich verlaufen wie die zwei von Olive geschilderten, wenn auch meist nicht an einer und derselben Pflanze, und da es sich in der folgenden Betrachtung um gewisse Arten von Oogamie resp. von Zygogamie überhaupt handelt. Es ist nämlich auffällig, welch große Ähnlichkeit zwischen der Oogamie mancher Pilze und den pathogenen Kerndurchpressungen besteht, wie sie unter anderen von Miehe genauer beschrieben wurden. Hier wie dort wandern Kerne durch Membranporen. Ist es nicht berechtigt, eine gewisse innere Verwandtschaft zwischen beiden Prozessen zu vermuten? Ganz im allgemeinen natürlich und ohne Rücksicht darauf, daß sich vielleicht die von Olive als Oogamie bezeichnete Befruchtung, ja vielleicht noch mancher andere sexuelle Prozeß, bei genauerer Prüfung als pathologisch herausstellen dürfte. Eine ähnliche Vermutung hat übrigens schon Němec ausgesprochen, als er bei künstlich durch mechanische Läsion herbeigeführten Kerndurchtritten bei Maiskeimlingen Kernverschmelzungen, ja sogar

Spirembildungen in den pathogen zweikernigen Zellen konstatieren konnte: „Es ist möglich, daß dieser ungeschlechtlichen, sowie der geschlechtlichen Kernverschmelzung gleiche Ursachen zugrunde liegen“ (13, S. 568). Durch diese Tatsache, daß Kernverschmelzungen zwischen sicher asexuellen Kernen stattfinden können, rücken die pathogenen Kernübertritte durch Membranen noch näher an die sexuellen Vorgänge dieser Art heran.

Und dies veranlaßt mich zur Aufstellung der Hypothese (mit der nötigen Reserve natürlich), daß wenigstens bei jenen sexuellen Befruchtungsvorgängen im Pflanzenreiche, bei welchen Überwanderungen von Zellkernen zwischen behäuteten Geschlechtszellen durch sekundäre Membranporen stattfinden (z. B. aus Antheridien in Oogonien), in dem Mechanismus dieser Übertrittserscheinungen möglicherweise in vielen Fällen Turgordifferenzen zwischen Oogonium und Antheridium die treibenden Kräfte sind oder wenigstens eine bedeutende Rolle dabei spielen. Nach dieser Hypothese müßte der Inhalt des Antheridiums im Moment der Fertigstellung des sekundären Membranporus in der Berührungswand zwischen den Geschlechtszellen unter höherem Turgordruck stehen als der des Oogoniums, so daß das Übertreten eines Teiles des Inhaltes des Antheridiums mit dem Zellkern in das Oogonium nichts anderes wäre als der rein physikalische Ausgleich einer Druckdifferenz. Im einzelnen könnte man sich den Vorgang folgendermaßen vorstellen. Antheridium und Oogonium werden in der Regel getrennt angelegt, stehen also primär nicht in Berührung und besitzen auch keine primären Verbindungen zwischen ihren Protoplasten. Für die sexuelle Vereinigung muß also, nachdem die beiden Geschlechtszellen zur Berührung gelangt sind, eine solche Verbindung, ein mehr oder weniger feiner Membranporus, angelegt werden. Die weibliche Zelle, als die passive, dürfte sich an der Bildung dieses Porus nicht beteiligen, seine Herstellung vielmehr von der männlichen, aktiven Zelle ausgehen. Nach der bekannten physiologischen Regel wandert nun der Zellkern stets oder meist nach dem Orte größter Arbeitsleistung in der Zelle (Haberlandt, S. 23), in unserem Falle nach dem Orte des anzulegenden sekundären Membranporus. Zum mindesten ist eine Annäherung an denselben anzunehmen. Die Folge wird sein, daß — höheren Turgor in der männlichen Zelle vorausgesetzt — im Momente, da die Verbindung durch die Tätigkeit des männlichen Plasmas hergestellt ist, der nunmehr erfolgende rein mechanische Ausgleich der vorhandenen

Turgordifferenz einen Teil des Antheridiuminhaltes mit dem Kerne in das Oogonium hinüberpreßt. Bei erblich fixierter Oogonie müßte selbstverständlich auch die Turgordifferenz zwischen den Geschlechtszellen (wenigstens im Momente der Befruchtung) erblich fixiert sein und zwar in dem angegebenen Sinne. Daß Turgordifferenzen zwischen kopulierenden Geschlechtszellen bestehen, ist von vornherein schon wegen ihrer verschiedenen Anlage und Differenzierung wahrscheinlich. Ob diese Differenzen das hier postulierte Vorzeichen besitzen, müßte durch eigene Untersuchungen an günstigen, typische Oogamie zeigenden Objekten festgestellt werden.

Wenn aber keine Turgordifferenzen zwischen den Geschlechtszellen während des Befruchtungsaktes existieren, dann wird die Herstellung einer breiteren Verbindung zwischen den Geschlechtszellen resp. eine weitergehende Resorption der Trennungswand notwendig, worauf eine ausgiebige Verschmelzung beider Protoplasten stattfinden kann: Zygogamie. Bei konstanter Zygogamie unter aktiver Beteiligung beider Protoplasten wäre also erblich fixierte Turgorgleichheit im Moment der Vereinigung zu postulieren oder zum mindesten nur unbedeutende Turgordifferenz, wobei Übergänge nicht ausgeschlossen erscheinen. Wenn aber weder Turgorgleichheit noch dessen Differenz erblich fixiert ist, dann läge jener Fall vor, für den sich in dem obigen Zitat Olive bei den Rostpilzen einsetzt, vorausgesetzt natürlich, daß in der Tat keine pathologische Pseudooogamie vorliegt: „Bei der Konjugation kann sich entweder eine breite Öffnung zwischen den beiden Zellen bilden, so daß ihre Protoplasten sich direkt vermischen (bei Turgorgleichheit) oder es bildet sich eine enge Öffnung, und dann schlüpft nur der Kern der kleineren Zelle in die größere hinein (Turgordifferenz). Beide Vorgänge kann man bei einer und derselben Form an demselben Präparate beobachten.“ Die Entscheidung, ob im einzelnen Fall das eine oder andere eintreten wird, wäre dann in dem jeweiligen Turgeszenzzustand der sich vereinigenden Sexualzellen zu suchen. Es ist klar, daß das, was hier an den Rostpilzen exemplifiziert wird, auch für zahlreiche andere Pflanzen, insbesondere Pilzgruppen Geltung haben könnte.

Noch eine weitere Erscheinung läßt sich unter dem Gesichtspunkt des Ausgleiches von Turgordifferenzen betrachten: die Entstehung der Pfropfbastarde. Da die bisher im Vordergrunde der Diskussion stehende Zellverschmelzungshypothese nach der letzten Äußerung Winklers (22, S. 22 ff.) immer noch Aussicht hat, durch

die Chromosomenuntersuchungen dieses Forschers bestätigt zu werden, so dürfte folgende Vermutung über das eventuelle Zustandekommen zur Bastardbildung führender Kernverschmelzungen nicht ohne Interesse sein. Die Zellverschmelzungshypothese nimmt an, daß „an der Verwachsungsstelle der Pfropfungssymbionten zwei vegetative Zellen, die eine der Unterlage, die andere dem aufgesetzten Reis zugehörend, miteinander kopulierten. Das Verschmelzungsprodukt wäre dann zur Mutterzelle das Pfropfbastard-Adventivsprosses geworden“ (Winkler, 22, S. 22). Nun ist aber klar, daß das Wesentliche an dieser Hypothese eigentlich weniger die Zell- als die damit verbunden gedachte Kernverschmelzung ist. Für das Zustandekommen der letzteren aber eine Verschmelzung der beiden in Rede stehenden vegetativen Zellen zu einer einzigen Zelle anzunehmen, besteht kein zwingender Grund, seitdem Němec Kernverschmelzungen nach traumatogenen Zellkernübertritten konstatiert hat (13, S. 568), bei denen Zellverschmelzung nicht stattfindet. Daher könnte der Vorgang der Verschmelzung verschieden elterlicher Kerne vielleicht folgendermaßen zustandekommen. In den Wundrändern der Pfropfungssymbionten müssen wir neben toten und durch Kernaustritt stark alterierten Zellen auch solche annehmen, welche durch den wahrscheinlich erfolgten Zellsaft- (Inhalts-) austritt und die dadurch hervorgerufene Erniedrigung des Turgors in ihrer Vitalität nichts eingebüßt haben und vor allem — vielleicht infolge ihrer Größe oder infolge der günstigen Lage des Kernes — noch im Besitze des letzteren sind. Beim Aufeinanderpfropfen können zwei solcher intakter Zellen der Unterlage und des Pfropfreises gerade miteinander in Berührung kommen. Da Plasmaverwandtschaft besteht, werden sie durch Ausbildung sekundärer Membranporen miteinander in Verbindung zu treten trachten und, da die Existenz von Turgordifferenzen zwischen den Zellen der Unterlage und des Pfropfreises nicht unwahrscheinlich ist, wenigstens solange noch keine vollständige Verwachsung stattgefunden hat, kann im Momente der Fertigstellung des Membranporus der Zellkern der turgeszenteren Zelle des einen Kontrahenten zusammen mit einem Teile des übrigen Zellinhaltes in die weniger turgeszente des anderen Teiles hinübergepreßt werden, um später mit dem zelleigenen Kern zu verschmelzen. Daß die Vorbedingungen für einen derartigen Verlauf nicht gerade häufig eintreten dürften, ist klar und würde mit dem seltenen Auftreten von Bastarden unter zahlreichen Pfropfungen gut zusammenstimmen.

Nach der Entstehungsgeschichte der bisher von H. Winkler (22, 23) erzeugten Pfropfbastarde ist allerdings der eben geschilderte Vorgang, der sich zunächst als möglich aufdrängt, wenig wahrscheinlich, da die Winklerschen Bastarde erst nach Dekapitierung durch die Verwachsungsstellen zwischen Basis und Reis hindurch, also nach einer Verwundung als Adventivknospe aus der Grenzschicht entstanden sind. Es liegt daher näher, geradezu an traumatogene Kernübertritte zwischen benachbarten heterogenen Zellen der Grenzstreifen zu denken. Nach dieser Auffassung wäre die Verletzung von bereits etablierten Verwachsungsschichten zwischen heterogenen Geweben das eigentliche ursächliche Moment für die Bildung von Pfropfbastarden, die demnach wohl auch durch einfache Dekapitierung von Chimaeren erhalten werden müßten.

Für die Ausbildung einer rationellen, rascher zum Ziele führenden Technik der Erzeugung von Pfropfhybriden könnte eventuell das eben Gesagte von einiger Bedeutung sein. Um eine möglichst große Zahl von traumatogenen Kernübertritten zu erzielen und so die Wahrscheinlichkeit der Entstehung von Bastarden zu erhöhen, wäre nach den bisherigen Erfahrungen über Kernübertritte im allgemeinen die Dekapitierung in möglichst jugendlichem Zustand der Gewebe vorzunehmen. Auch die Richtung der Schnittführung bei der Dekapitierung wäre nicht gleichgültig usw. usw.

Wenn im obigen versucht wurde, nicht nur die bisher bekannt gewordenen Kern- und Inhaltswanderungen von Zelle zu Zelle durch die Membranporen, sondern auch einige sexuelle Prozesse unter den rein physikalischen Begriff des Ausgleiches von Turgordifferenzen zu subsumieren, so bin ich mir des hypothetischen Charakters insbesondere des letzteren Versuches vollständig klar, während für die erstere Annahme sich sehr triftige Gründe anführen ließen. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß durch genauere Untersuchungen der sexuellen Prozesse zwischen behäuteten Zellen unter Gesichtspunkten, die sich aus den obigen Ausführungen von selbst ergeben, meine Vermutungen bestätigt werden. Dies wäre von umso größerem Interesse, als wir über die Mechanik der sexuellen Vorgänge noch so gut wie gar nichts wissen. Ein Versuch, tiefer in das Verständnis derselben einzudringen, ist daher auch dann berechtigt, wenn sich nur negative Resultate ergeben sollten.

Ich bin auch weit entfernt davon, anzunehmen, daß etwa nur Turgordifferenzen bei sexuellen Kernübertritten im Spiele seien, schon deshalb nicht, weil sexuelle Vereinigung und Kernwanderungen sich auch zwischen unbehäuteten Zellen abspielen, bei welchen Turgorkräfte keine derartigen Wirkungen haben können, also der Aktivität der Protoplasten resp. Zellkerne von vornherein eine größere Bedeutung eingeräumt werden muß. Aber auch bei behäuteten Sexualzellen sind die Protoplasten nebst den Kernen zum mindesten als Regulatoren der hier rein physikalisch gedeuteten sexuellen Kernübertritte anzunehmen.

IV. Physiologisches.

Über die physiologische Bedeutung der Inhaltsaustritte aus den Idioblasten in Epidermiszellen läßt sich leider nichts Bestimmtes sagen. Man könnte vielleicht versucht sein, darin, daß bei *Moricandia arvensis* die Inhaltsdurchpressungen in älteren, ausgewachsenen Blättern zur Beobachtung gelangen, während Kerndurchpressungen in Monokotylenepidermen nur zwischen jugendlichen Zellen stattfinden, eine physiologisch begründete Besonderheit dieser Pflanze zu sehen. Auf S. 568 wurde jedoch wahrscheinlich gemacht, daß auch bei Monokotylen Inhalts- und zwar insbesondere Zellsaftübertritte nach Verwundung älterer Organe auftreten dürften, jedoch leider unsichtbar aus den dort angegebenen Gründen. Anders würde die Sache stehen, wenn sich nachweisen ließe, daß in alten Monokotylen-Organen die von mir vermuteten traumatogenen Zellsaftübertritte nicht stattfinden. Dann müßte die Tatsache, daß die Inhaltsübertritte bei *Moricandia* auch zwischen vollständig ausgewachsenen Idioblasten in ebensolche Epidermiszellen erfolgen, in der Beurteilung der physiologischen Bedeutung dieses Vorganges von größerer Wichtigkeit sein.

Gegenwärtig sind nur folgende Tatsachen zu beachten: Erstens, daß die Idioblasten mit ihrem charakteristischen eiweißartigen, aber im allgemeinen noch recht oberflächlich bekannten Inhalt bei dieser Pflanze in ganz exzeptionell enger Verbindung stehen mit der Epidermis, worüber das nähere im ersten Kapitel enthalten ist. Ein derartig enger Anschluß der Idioblasten an die Epidermis ist bisher bei keiner anderen Crucifere nachgewiesen. Allerdings kommen subepidermale Eiweißzellen in den Blättern zahlreicher Cruciferen vor, sie sind aber nur bei *Moricandia* ausschließlich subepidermal, während bei allen Cruciferen mit subepidermalen Myrosin-

zellen diese meist nur spärlich neben zahlreicheren anders lokalisierten Mesophyll-Idioblasten auftreten. — Zweitens ist zu beachten, daß Inhaltsdurchpressungen aus den Myrosinzellen nur in Epidermiszellen hinein beobachtet wurden und nie in mit den Idioblasten doch ebenfalls oft in Berührung stehenden und durch die Schnitte ebenfalls oft primär verletzten Parenchymzellen.

Aus diesen Tatsachen ist wohl die Schlußfolgerung zu ziehen, daß die Plasmaverbindungen zwischen den Eiweiß- und den Epidermiszellen viel leichter durchlässig oder weiter sind als zwischen den Idioblasten und den angrenzenden Parenchymzellen. Ja, man könnte sogar die Frage aufwerfen, ob nicht Plasmodesmen zwischen letzteren überhaupt fehlen. Da nun die Idioblasten Proteinstoffe im Zellsaft gelöst enthalten und da die Menge des Proteins im Laufe der Blattentwicklung entsprechend dem oft bedeutenden Wachstum der Idioblasten stark zunehmen kann, wie durch den Vergleich jugendlicher und älterer Idioblasten leicht konstatiert werden kann, so folgt daraus, daß die Zufuhr des Proteins nach den Idioblasten wahrscheinlich nur durch die Epidermiszellen erfolgt. Die Epidermiszellen sind also bei *Moricandia* in höherem Grade stoffleitende Elemente als sonst. Daß sie dem Stofftransport in hohem Grade angepaßt sind, hat schon Heinricher (9, S. 32) nachgewiesen, indem er auf die Existenz von Zellenzügen aus größeren und langgestreckten Epidermiszellen bei dieser Pflanze hinweisend, als deren mutmaßliche physiologische Aufgabe den Stofftransport erkannte und zwar speziell an den Transport von Idioblasten-Eiweiß dachte. Die oft durch mehrere Epidermiszellen hindurchgehenden Eiweißübertritte aus den Idioblasten, wobei die Querwände der Epidermiszellen mit Leichtigkeit durchsetzt werden, zeigen die Eignung der Epidermiszellen zum Stofftransport in bestem Lichte, wenngleich hier keine normalen Vorgänge vorliegen. Immerhin dürfte aus den abnormalen Erscheinungen ein Rückschluß auf die normalen Fähigkeiten der Zellen erlaubt sein. Zu beachten ist jedoch, daß der Eiweißstoff in der Epidermis der normalen, unverletzten Pflanze nicht als solcher transportiert werden kann, da normalerweise Eiweiß in der charakteristischen Form des Idioblasten-Inhaltes in den Epidermiszellen nicht zu finden ist. Der Transport dürfte sich daher in Form von Spaltungsprodukten des Proteins (z. B. Amine, Glykoside usw.) vollziehen, welche selbst keine Eiweißreaktion zeigen. In welcher Weise aber die Pflanze von diesen Stoffen Gebrauch macht, welche Rolle der Proteinstoff

der Idioblasten und seine Spaltungsprodukte spielen, welche Rolle ferner dem mit dem Idioblasten-Eiweiß nach Guignard stets vergesellschafteten Myrosin hierbei zukommt, entzieht sich gegenwärtig noch der Beurteilung. Immerhin lassen sich folgende Gesichtspunkte aus den vorliegenden Tatsachen erschließen.

Wenn wir die subepidermalen Idioblasten an die Epidermis als ein Gewebe von hoher Leitungsfähigkeit angeschlossen sehen, so ist daraus doch wohl zu schließen, daß dem idioblastischen Inhalt der Eiweiß- oder Myrosinzellen eine besondere physiologische Bedeutung zukommt, die einen derartigen engen Anschluß an ein Leitgewebe erheischt, oder, da ein solcher nicht bei allen Cruciferen vorhanden ist, wenigstens für diese Pflanze rechtfertigt. Daher vermag ich der Ansicht Spatziers — wenigstens was *Moricandia* betrifft, nicht zuzustimmen, welcher in dem eigentümlichen Inhaltsstoff der Cruciferen-Idiobasten zum Teil ein Schlackenprodukt des Stoffwechsels sieht (19, S. 39). Ich glaube vielmehr, daß das eigentümliche histologische Verhalten der Idioblasten dieser Crucifere der Epidermis gegenüber und die anscheinend zweckvolle Beziehung zwischen subepidermalen Idioblasten und Epidermis mit dieser Annahme sich nicht gut vereinigen läßt, und halte eine Wiederholung und Erweiterung der Spatzierschen Kulturversuche unter größerer Variation der Lebens- und Ernährungsbedingungen und an verschiedenen Pflanzen und Organen für notwendig. *Moricandia arvensis* dürfte wegen der peripheren Lage und der Größe der Idioblasten, die eine leichte Beobachtung des Inhaltes gestatten, und nicht minder auch wegen des normalerweise sehr reichlichen idioblastischen Inhaltes der Myrosinzellen ein günstiges Objekt für diese Kulturversuche abgeben, die über die physiologische Bedeutung des Idioblasteninhaltes genauere Aufklärung geben könnten.

Zum Schlusse möchte ich — jedoch gleichsam nur in Parenthese — darauf hindeuten, daß man den pathologischen Vorgang selbst, also die Zellsaftwanderung bei Verletzung von Epidermiszellen, eventuell als Schutzmittel gegen Tierfraß auffassen könnte. Von diesem Gesichtspunkte aus wäre eventuell der Austritt von Zellsaft aus den Idioblasten resp. die denselben ermöglichenden und sichernden Einrichtungen verständlich. Es ist aber kaum wahrscheinlich, daß eines so geringfügigen Endresultates halber die Idioblasten in eine so enge Beziehung zur Epidermis gesetzt sind. Wenn wir aber diese Möglichkeit zugeben, dann würde es sich vor allem darum handeln, festzustellen, ob ein Glykosid und welches

in den Blättern von *Moricandia arvensis* vorkommt und ob dasselbe bei der Hydrolyse durch das Myrosin der Idioblasten Spaltungsprodukte liefert, welche auf Tiere abschreckend zu wirken geeignet sind, wie z. B. das Sinigrin (myronsaures Kali), das bei der Hydrolyse Senföl entwickelt, welch letzteres z. B. von Spatzier (19, S. 37) als Schutzmittel zahlreicher Cruciferen gegen Tierfraß in Anspruch genommen wurde. In unserem Falle müßte aber das fragliche Glykosid in der Epidermis selbst lokalisiert sein, denn nur in diesem Falle vermag der Vorgang des Zellsaft- mithin des Myrosin-Austrittes aus den Idioblasten in die Epidermis als Schutzmittel gegen die Angriffe der Tiere zu dienen. Sinigrin selbst scheint nun in den Blättern von *Moricandia arvensis* nicht vorhanden zu sein, wenigstens konnte ich beim Zerkauen von Blattstücken keinen stechenden Geschmack auf der Zunge bemerken, der nach Spatzier (19, S. 17), vom eben gebildeten Senföl herrührend, zur Erkennung von Sinigrin bei gleichzeitiger Gegenwart von Myrosin dienen kann. Doch könnte auch ein anderes Glykosid mit nicht stechendem Geschmack, aber anderen spezifischen Eigenschaften eventuell denselben Zweck erfüllen. In der Tat scheint *Moricandia* selbst als Keimpflanze im Gegensatz zu zahlreichen anderen Cruciferen nur wenig unter Tierfraß zu leiden. Ob dies aber mit den angedeuteten Verhältnissen zusammenhängt, ist doch wohl fraglich.

Zusammenfassung.

1. Das von Heinricher zuerst beobachtete Vorkommen von Eiweiß im Zellsaft mancher Epidermiszellen der Blätter von *Moricandia arvensis* DC. ist eine pathologische Erscheinung, hervorgerufen durch Verwundung der Epidermis. Bei Verwundung von Epidermiszellen tritt der eiweißhaltige Zellsaft und häufig (aber nicht immer) auch der Zellkern benachbarter, bei dieser Pflanze stets subepidermal gelegener und mit der Epidermis durch verschiedene Einrichtungen eng verbundener Myrosinzellen mit großer Gewalt und Schnelligkeit durch die vorhandenen Membranporen in die Epidermiszellen über.

2. Diese traumatogenen Zellsaft- und Kernübertritte finden stets in der Richtung gegen die verletzten Epidermiszellen statt, der Zellsaft kann hierbei durch mehrere Epidermiszellen hindurchströmen.

3. Aus der allgemeinen großen Übereinstimmung der bei *Moricandia arvensis* auftretenden und der von Miehe u. a. bei Monokotylen beobachteten Zellkernübertritte und aus der Tat-

sache, daß bei *Moricandia* die Zellkerne nur gelegentlich mit dem Zellsaft der Idioblasten übertreten, wird geschlossen, daß es sich nicht nur bei *Moricandia*, sondern auch bei den Monokotylen um traumatogene Inhaltsübertritte überhaupt handelt, an welchen sich außer dem Zellkern und dem Zellsaft (letzterer bei Monokotylen vorläufig unsichtbar) höchstwahrscheinlich schlechtweg alle flüssigen und plastischen Inhaltsbestandteile (also auch das Protoplasma und Plastiden) beteiligen.

4. Die Ursache dieser Inhaltsübertritte ist zu suchen in plötzlichen Erniedrigungen des Turgors benachbarter Zellen durch die Verwundung. Die Übertritte sind rein physikalische Ausgleichserscheinungen von plötzlich auftretenden Turgordiffenzen zwischen benachbarten Zellen, also keine Wundreizerscheinungen. In ihrem Auftreten und ihrer Richtung sind sie wahrscheinlich von der Weite der vorhandenen Membranporen abhängig.

5. Plötzliche einseitige Erniedrigungen des Turgors in Geweben und damit Inhaltsübertritte können wahrscheinlich experimentell auch durch einseitige Einwirkung von wasserentziehenden Lösungen und Fixiermitteln erzielt werden. Einige noch unaufgeklärte Beobachtungen (wie z. B. Arnoldis Beobachtungen über die Entstehung der Hoffmeisterschen Körperchen in den Eizellen der Abietineen und Kurssanows Angaben über Pseudosexualität bei Rostpilzen) weisen darauf hin und lassen es angebracht erscheinen, unsere gebräuchlichen Fixierungsmittel auf ihre eventuelle Verursachung von pathologischen Übertrittserscheinungen hin zu prüfen resp. ihre diesbezügliche Einwandfreiheit festzustellen.

6. Die traumatogenen Kernübertritte haben große Ähnlichkeit mit manchen Befruchtungsprozessen zwischen behäuteten Zellen (Oogamie, insbesondere bei Pilzen). Es wird die Möglichkeit ausgesprochen, daß bei erblich fixierter Oogamie Turgordifferenzen zwischen den Geschlechtszellen die treibenden Kräfte sind, welche den männlichen Kern aus dem Antheridium ins Oogonium hinüberpressen, wenn im Momente der Bildung des sekundären Membranporus in der männlichen Zelle ein höherer Turgordruck vorhanden ist als in der weiblichen. Bei Befruchtung mit mehr oder weniger weitgehender Zellverschmelzung wäre Turgorgleichheit der kopulierenden Geschlechtszellen anzunehmen.

7. Traumatogene Kernübertritte spielen möglicherweise bei der Entstehung von Pfropfbastarden eine Rolle.

Lundenburg, am 26. Mai 1910.

Literatur-Verzeichnis.

1. Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen III. Flora, 1900, Bd. 87, S. 46—63.
2. Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen IV. Flora, 1900, Bd. 87, S. 194—204.
3. Blackman, On the fertilization, alternation and general cytology of the uredineae. Ann. of Bot., 1904, Vol. 18, p. 323—373.
4. Blackman and Fraser, Further studies on the sexuality of the uredineae. Ann. of Bot., 1906, Vol. 20, p. 35—48.
5. Christman, Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz., 1905, Vol. 39, p. 267—274.
6. Christman, Alternation of generation and the morphology of the spore forms in rusts. Bot. Gaz., 1907, Vol. 44, p. 81—101.
7. Guignard, Recherches sur la localisation des principes actifs des crucifères. Journ. de Bot., 1890, Vol. 4 (Separatum).
8. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1896.
9. Heinricher, Die Eiweißschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente der Rhoeadinen-Reihe. Mitt. aus d. bot. Inst. Graz, 1886, S. 1—92.
10. Körnike, Über Ortsveränderungen von Zellkernen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilk., Bonn. 1901.
11. Kurssanow, Zur Sexualität der Rostpilze. Ztschr. f. Bot., 1900, 2, S. 81—93.
12. Miehe, Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, 1901, Bd. 88, S. 105—142.
13. Němec, Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. Ber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1904, No. 13 (Bot. Centr., 1905, S. 568).
14. Nestler, Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Ber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Abt. I, 1898, Bd. 107, S. 708—730.
15. Olive, Sexual cell fusions and vegetative nuclear division in the rusts. Ann. of Bot., 1908, Vol. 22, p. 331—360.
16. Schürhoff, Das Verhalten des Kerns im Wundgewebe. Beih. z. Bot. Centralbl., 1906, 19, I, S. 359—382.
17. Schweidler, Die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen nebst Beiträgen zu ihrer anatomisch-physiologischen Kenntnis (Vorl. Mitt.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905, Bd. 23, S. 274—285.
18. Schweidler, Über die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. nebst allgemeineren Bemerkungen über Cruciferen-Idioblasten. Beih. z. Bot. Ctlbl., 1910.
19. Spatzier, Über das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXV, Heft 1 (Sep.).
20. Stopes and Fujii, The nutritive relation of the surrounding tissues to the Archegonia in Gymnosperms. Beih. z. Bot. Centralbl., 1906, 20, I, S. 1—24.
21. Tangl, Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, I. Abt., Bd. 89.
22. Winkler, Über die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Ztschr. f. Bot., 1910, 2, S. 1—38.
23. Winkler, *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard usw. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXVI, a. 1908.

Figuren-Erklärung.

Tafel XI.

In den Figuren 1—6 und 11—25 sind die Idioblasten durch leichte Tönung hervorgehoben.

Fig. 1. Blattquerschnitt durch ein älteres Blatt. Die Leitbündel sind schraffiert, die auf S. 552 erwähnte eigenartige Zellgruppe punktiert (130 : 1).

Fig. 2. Querschnitt durch ein junges Blatt mit der oberseitigen Epidermis (260 : 1).

Fig. 3. Ebenso, jedoch mit der Epidermis der Unterseite (26 : 1).

Fig. 4. Wenig älteres Blatt als in 2 und 3 im Querschnitt. Partie mit der Oberseite (260 : 1).

Fig. 5. Palisadenparenchym eines jungen Blattes im Flächenschnitt (260 : 1).

Fig. 6. Gruppe von fünf Idioblasten. Flächenschnitt (130 : 1).

Fig. 7—10. Einzelne Idioblasten in Querschnitten durch das Blatt (260 : 1).

Fig. 11—19. Flächenschnitt-Ansichten von Idioblasten mit der Epidermis (130 : 1).

Fig. 20. Dünnwandige Verbindungsschläuche zwischen Epidermiszellen (oben) und Eiweißzellen (unten).

Fig. 21 u. 22. Epidermispartien mit subepidermalen Idioblasten (130 : 1).

Fig. 23 u. 24. Eiweißübertritte aus subepidermalen Idioblasten in Epidermiszellen (130 : 1).

Fig. 25. Flächenschnitt durch ein infolge Dichtsaat stark verlängertes, schmales Blatt mit parallel der Längsrichtung orientierten Idioblasten (50 : 1).

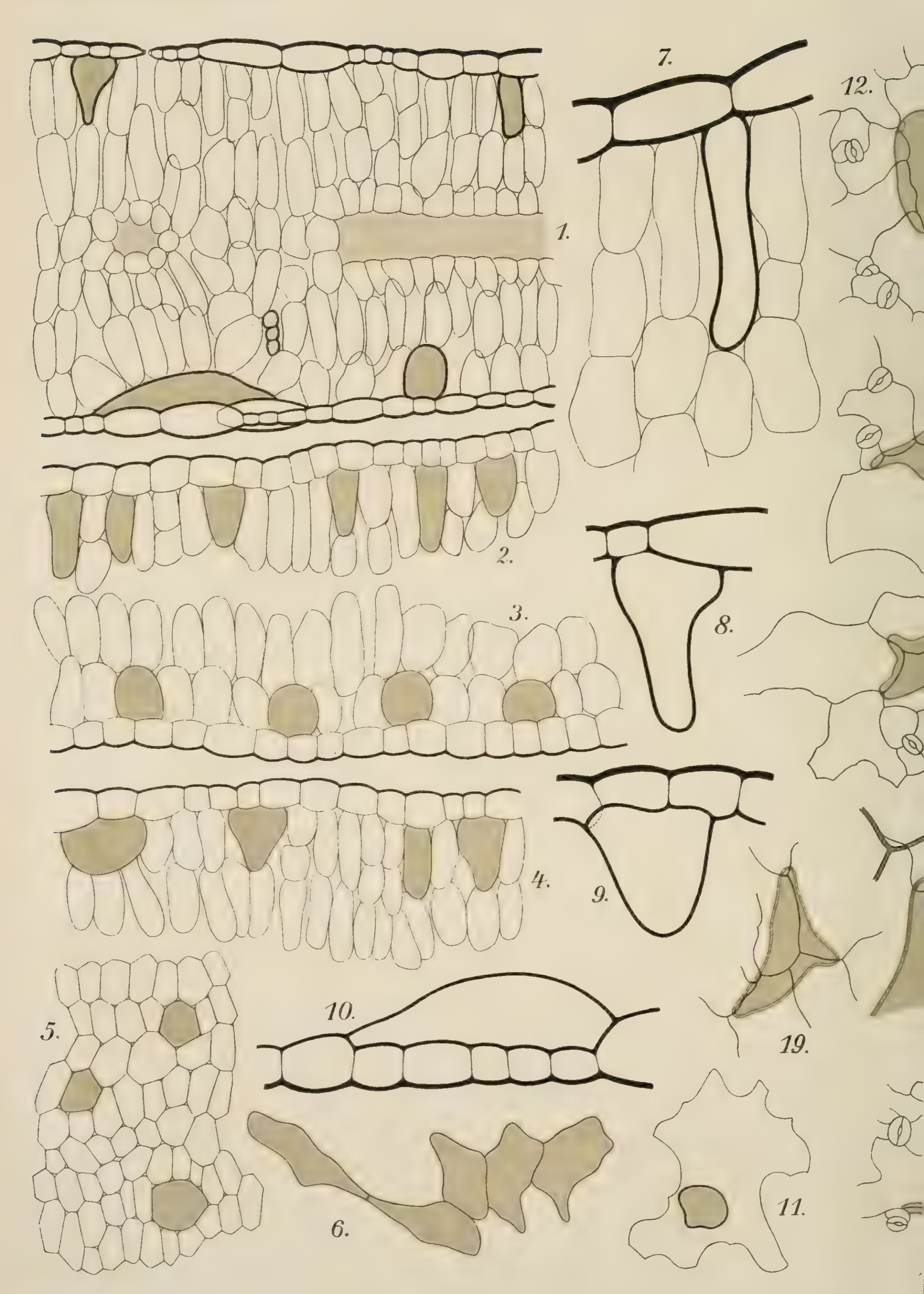
Fig. 26. Eiweißübertritt aus einer subepidermalen Eiweißzelle (punktiert) in eine darübergelegene Epidermiszelle. In der unteren Ecke der letzteren das übergetretene Eiweiß, in der Mitte — unscharf, da in einem anderen Niveau liegend — der Zellkern der Epidermiszelle (K).

Fig. 27. Eiweiß- und Zellkernübertritt. In der rechten unteren Ecke der übergetretene Idioblastenzellkern (etwas eingeschnürt, tiefschwarz) mitten in der ebenfalls aus dem Idioblasten stammenden Proteinsubstanz. Der zelleigene Kern der Epidermiszelle etwas rechts von deren Mitte als schwacher Schatten angedeutet.

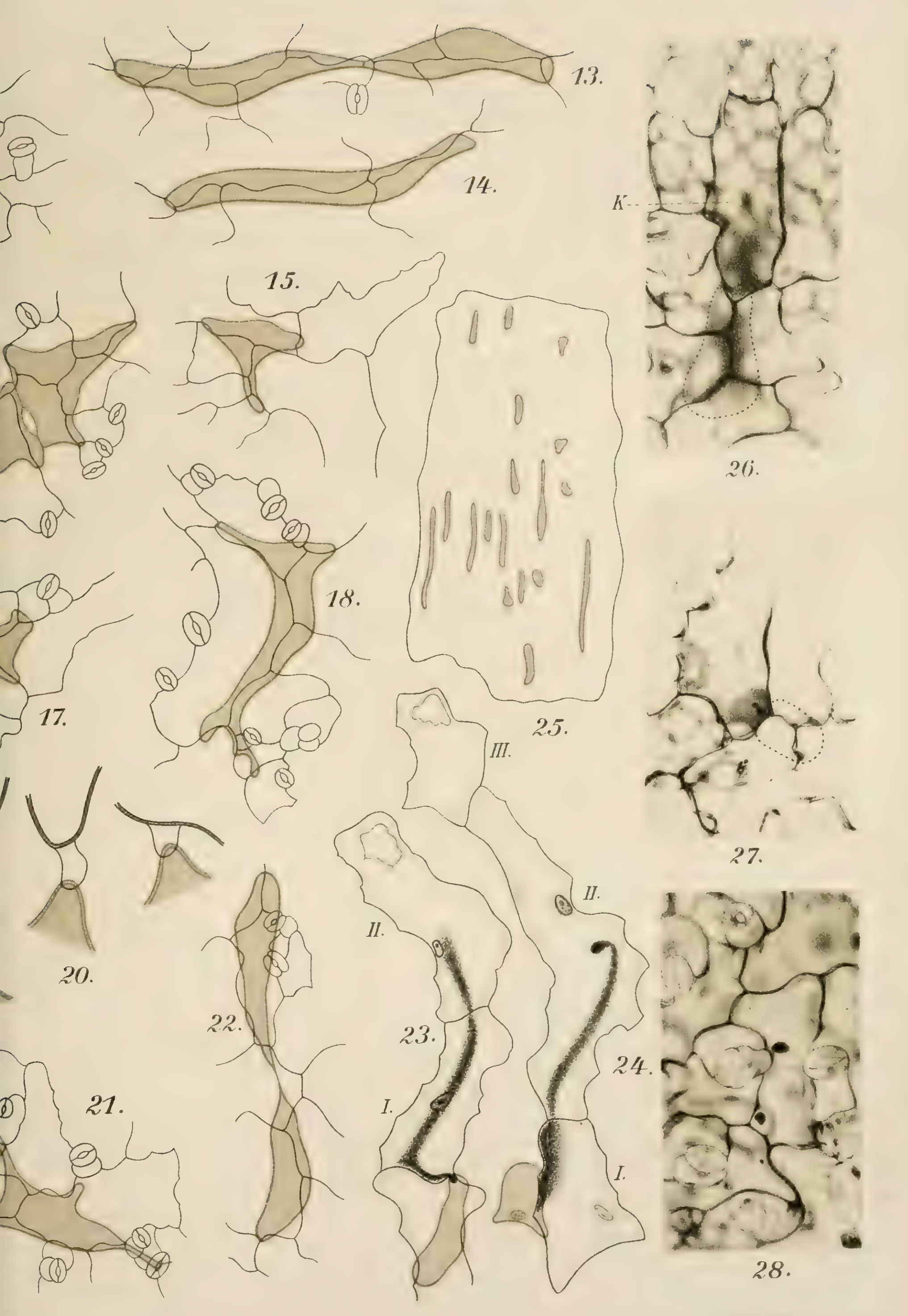
Fig. 28. Zellkernübertritt. Durchgetretener Idioblastenkern (unten links) und Epidermiszellkern (etwas über der Mitte der Epidermiszelle) fast in demselben Niveau liegend, daher annähernd gleich scharf. Die eiförmig längliche Kontur des subepidermalen Idioblasten an der linken unteren Ecke der Epidermiszelle deutlich zu sehen.

Fig. 26—28 sind Mikrophotogramme mit der Vergrößerung 240 : 1.





J. H. Schweidler gez. u. phot.



Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig



Beiträge zur Physiologie der Hypocrea rufa (Pers.).

Von

Marc Medisch.

Einleitung.

Aus der Gartenerde (vom Schloßpark in Heidelberg) wurde von mir im Frühjahr ein Pilz isoliert, welcher als Untersuchungsobjekt in der vorliegenden Arbeit diente. Herr Pr. Saccardo hatte die Güte, den Pilz zu identifizieren, wofür ihm auch an dieser Stelle der beste Dank ausgesprochen sei, und hat ihn als Konidienform von *Hypocrea rufa* (Pers.)-*Trychoderma viride* erkannt. Die Beschreibung und Abbildungen von *Hypocrea rufa* findet man in Tulasne, Carpologia, T. III, S. 30, Brefeld, Untersuchungen, Heft 10, S. 190, Taf. V, 56—57, Engler, Nat. Pflanzenfam., Teil I, S. 364, Rabenhorst, Kryptogamenflora 1, 2, S. 134.

Es war längst bekannt, daß bei *Hypocrea rufa* die Färbung der Konidien eine wechselnde ist, indem grün und gelb gefärbte Konidien vorkommen. T. Milburn [1]) untersuchte die Bedingungen dieser Änderung der Farbe und kam zum Schlusse, daß sie durch die saure (grüne Konidien) und alkalische (gelbe Konidien) Reaktion des Nährbodens bedingt wird. Bei etwas anderen Bedingungen als bei Milburn, und zwar in den Flüssigkeitskulturen mit Nitraten als N-Quelle konnte ich mich vielfach von der Richtigkeit seiner Beobachtung überzeugen; bei dieser N-Quelle wurde die Nährlösung von *Hypocrea* allmählich alkalisch, und oft war (besonders schön bei $RbNO_3$) die Bildung von rein gelben Konidien zu beobachten, während bei saurer Reaktion die Konidien immer grün waren. Als ich aber den Versuch von Milburn wiederholte, bei dem er besonders prächtige Färbung der Konidien beobachtete (kolorierte Taf. C in seiner Arbeit), so konnte ich nur eine spärliche Bildung von gelblichen Konidien erhalten. Auch auf Mohrrüben erzielte ich

1) Centralbl. f. Bakter., 1904, 2. Abt., 13, S. 129.

38**

nur grünlich-gelbliche Kulturen, während er auf diesem Substrat rein gelbe beobachtete. Diese kleinen Abweichungen in dem Verhalten deuten wahrscheinlich darauf hin, daß wir doch nicht völlig physiologisch identische Pilze vor uns hatten; es wurden schon oft bei besser untersuchten Pilzen solche „physiologischen Rassen" beobachtet.

Es wird in der vorliegenden Arbeit berichtet über:

1. Die Farbstoffbildung in den Nährlösungen.
2. Die Wirkung der N-Verbindungen auf die Farbstoffbildung.
3. Die Abhängigkeit der Farbstoffbildung von Sauerstoff.
4. Das Verhalten des Pilzes mit Ammonsalzen, Nitraten und Nitriten als N-Quelle.
5. Das Verhalten in N-freien und N-armen Nährlösungen.

Die Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Heidelberg ausgeführt und es ist mir Bedürfnis, Herrn Professor G. Klebs an dieser Stelle für vielfache Anregung und Ratschläge meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Für die liebenswürdige Einführung in die Methode der Stickstoffbestimmung spreche ich seiner Assistentin Frl. G. Wiegand den besten Dank aus.

Kapitel I. Die Farbstoffbildung in den Nährlösungen.

In einer Kultur von *Hypocrea* auf 2-proz. Glykoselösung in Leitungswasser (keine anderen Nährstoffe wurden zugefügt) fiel mir eine intensive gelbe Färbung auf, welche die Kulturflüssigkeit etwa am 4. Tage nach der Impfung annahm; dabei färbte sich nur die Nährlösung, das Mycel aber blieb vollständig farblos. Dagegen wurde in den Kulturen auf 2-proz. Glykoselösung + KH_2PO_4 0,2 % + $MgSO_4$ 0,2 % + NH_4NO_3 0,15 % keine Spur von Färbung der Kulturflüssigkeit beobachtet. Auch in den Lösungen von Glykose in destilliertem Wasser entwickelte sich der Pilz nicht allzu schlecht und bildete eine dünne, aber doch zusammenhängende Mycelscheibe, während die Nährflüssigkeit wieder die gelbliche Färbung annahm. Die in dieser Arbeit gebrauchte Glykose von Merck mit der Etikette „purissimum" hat bei der Verbrennung 0,05 % Asche geliefert; außerdem wurden in 10 g Glykose nach der Kjeldahlschen Methode 1,7 mg Stickstoff gefunden. Es ist anzunehmen, daß der Pilz die für seine Ernährung unentbehrlichen Elemente aus Aschenbestandteilen der Glykose wie auch aus den Ausscheidungen der Glaswände zu gewinnen vermag; was den Stickstoff anbetrifft, so ist

hier zu bemerken, daß in „N-freien Kulturen" von *Hypocrea* (d. h. in Kulturen ohne Zusatz von N-Verbindungen) immer eine kleine Anreicherung an Stickstoff sich feststellen ließ. Ob es sich dabei um eine Assimilation von freiem N handelt, wird an anderer Stelle dieser Arbeit auseinandergesetzt werden; hier genügt es, hervorzuheben, daß das Weglassen von N-Verbindungen aus der Nährlösung nicht nur die Farbstoffbildung keineswegs stört, sondern in den meisten Fällen eine der wichtigsten Bedingungen dafür darstellt. Da in Gegenwart von KH_2PO_4, $MgSO_4$ und NH_4NO_3 die Färbung der Nährlösnng gänzlich fehlte, so stellte sich die Frage ein, durch welches von diesen Salzen die Färbung verhindert wird. Um diese Frage zu beantworten, wurden zunächst die Kulturen je mit einem von den obigen Salzen angestellt. Glykose wurde für diese Kulturen in Konzentr. von 1,5 % genommen, weil diese Konzentration sich als besonders günstig für die Farbstoffbildung erwiesen hat (bei 4—5-proz. Glykose bildete sich eine nur sehr schwache Färbung).

Tabelle 1.

1,5 % Glykose in destill. Wasser = a.

Nährlösung	Färbung am 5. Tg.	Färbung am 8. Tg.	Färbung am 10. Tg.
a + KH_2PO_4 0,25 %	gelblich-grünlich	gelblich	—
a + „ 0,5 „	—	gelblich-grünlich	gelb
a + „ 1 „	grünlich	grünlich-gelblich	gelb
a + $MgSO_4$ 0,25 %	gelb	gelb	gelb-orange
a + „ 0,5 „	gelb-orange	orange	orange-braun
a + „ 1 „	gelb	gelb-orange	orange
a + NH_4NO_3 0,25 %	farblos	—	farblos
a + „ 0,5 „	farblos	—	farblos
a + „ 1 „	farblos	—	farblos

Es war klar, daß das Ausbleiben der Färbung in den Kulturen mit diesen drei Salzen ausschließlich durch die Gegenwart von NH_4NO_3 bedingt wurde; anderseits zeigte der Versuch, daß ein Zusatz von KH_2PO_4 und besonders von $MgSO_4$ die Bildung des Farbstoffes merklich beschleunigte. Es fragt sich nun, tritt diese Beschleunigung auch dann ein, wenn man die beiden Salze zusammen dem Pilz darbietet? Aus einer Reihe der Kulturen mit verschiedenen Kombinationen von KH_2PO_4 und $MgSO_4$ ließ es sich erkennen, daß die gleichzeitige Darbietung dieser Salze keine Vorteile

für die Farbstoffbildung darstellt; denn alle Kulturen waren merklich schwächer gefärbt als diejenige mit $MgSO_4$ in der Tabelle 1.

Der Einfluß von $MgSO_4$, das die Farbstoffbildung bei *Hypocrea* auffällig beschleunigt, schien deshalb interessant, weil schon vielfach darauf hingewiesen wurde, daß bei vielen farbstoffbildenden Spaltpilzen diese Erscheinung von den Mineralbestandteilen der Nährlösung und besonders von Mg abhängig ist. Nach Thumm[1]) bilden *Bac. pyocyaneus* und *Bac. viridis* ohne Mg keinen Farbstoff. Bei einer Reihe von fluoreszierenden Bakterien beobachtete er in Abwesenheit von Mg eine Herabsetzung der Farbstoffbildung.

Kuntze[2]) fand, daß bei *Bac. prodigiosus* für die Farbstoffbildung Mg und S unentbehrlich sind. Nach Beneckes[3]) Untersuchungen steht fest, daß für die Bakterien Mg, K, S und P unentbehrlich sind, aber für die Farbstoffbildung der *Bac. fluorescens liquefaciens* und *Bac. pyocyaneus* eine größere Menge von Mg erforderlich ist als für das Wachstum. Auch die Pigmentbildung der Hefen soll nach Kossowitsch[4]) von Mg abhängig sein. Um nun die Wirkung von Mg auf die Farbstoffbildung der *Hypocrea* näher zu untersuchen, benutzte ich $MgCl^2$; denn es war nicht ausgeschlossen, daß in den obigen Versuchen mit SO_4Mg auch Schwefel eine Rolle spielen konnte. Aus zahlreichen Versuchen, welche mit der Lösung a + $MgCl^2$ 0,1 %, 0,25 %, 0,5 %, 0,75 %, 1 %, 2 %, 3 %, 4 %, 5 % angestellt wurden, trat immer hervor, daß dieses Salz bei mittleren Konzentrationen (0,5—2 %) die Farbstoffbildung ganz auffällig begünstigt: einige Tage nach der Impfung nahm die Nährlösung a mit $MgCl^2$ eine intensive orange-rote Färbung an (etwa 101 nach „Code")[5]); die rote Nuance war hier merklich stärker ausgeprägt, als in den Kulturen mit $MgSO_4$; das Mycel dieser Kulturen, wie auch der vorigen blieb farblos; erst bei längerem Stehen nahm es eine gelbliche Färbung an. Es wurde in den Kulturen auf Agar oder Gelatin, welche mit Pflaumensaft oder Glykose und Nährsalzen versehen waren, nie eine Färbung des Substrats wahrgenommen, ebenso auf Agar + 1,5 % Glykose; durch einen Zusatz von $MgCl^2$ (0,5 — 1 %) zu solchen Kulturen (Agar

1) Arbeiten aus dem bakter. Institut der techn. Hochschule in Karlsruhe, Bd. I, 1895, S. 291.

2) Ztschr. f. Hygiene, 1900, S. 169.

3) Bot. Zeitg., 1907, Abt. I, S. 1.

4) Ztschr. f. d. landwirtsch. Versuchsw. in Österreich, Bd. VI, 1903, S. 27.

5) Code des couleurs. P. Klingksieck et Valette, Paris 1908.

+ 1,5 % Glykose) wurde eine intensiv orange Färbung hervorgerufen. Bei den Versuchen aber, welche mit anderen Verbindungen angestellt wurden, stellte es sich bald heraus, daß zwar die Mg-Salze (besonders $MgCl^2$) die Farbstoffbildung von *Hypocrea* am besten zu begünstigen pflegen, daß aber andere Salze eine ähnliche, obgleich schwächere Beschleunigung der Farbstoffbildung auszuüben vermögen, so daß man annehmen mußte, daß es sich hier nicht um eine spezifische Einwirkung des einen oder des anderen Elementes, sondern vielmehr um eine Beeinflussung des Vorganges der Farbstoffbildung durch die Gegenwart von verschiedenen Salzen handelt.

In folgender Tabelle sind die Resultate mit verschiedenen Salzen zusammengestellt. Da bei den früheren orientierenden Versuchen die Zeit des Auftretens der Färbung und ihre Intensität von der Konzentration des betreffenden Salzes abhängig zu sein schienen, so wurden jetzt die Salze in isomolekularen Lösungen angewendet, so daß die Tabelle gleichzeitig zeigt, wie die Farbstoffbildung durch den osmotischen Druck beeinflußt wird.

Es wurde auch zusammen mit diesen Kulturen eine entsprechende Serie mit NH_4Cl angestellt: keine Kultur zeigte irgendwelche Färbung; die Einwirkung der N-Verbindungen auf die Farbstoffbildung von *Hypocrea* wird später besonders besprochen.

Es ist aus der Tabelle ersichtlich, daß alle Farbennuancen, welche bei *Hypocrea* in den Nährlösungen vorkommen[1]): grün, gelb, orange-rot mit Übergängen mehr oder weniger deutlich bei allen geprüften Salzen vorkommen. Gewöhnlich fing die Färbung mit grün, gelb-grün oder gelblich an, dann ging sie mehr oder weniger rasch (verschieden bei verschiedenen Salzen, sehr rasch bei $MgCl^2$ und bedeutend langsamer bei anderen) in gelb, gelborange und orange über. Die erscheinenden Farbennuancen wurden 21 Tage täglich nach dem „Code" notiert, und dabei fiel es auf, daß oft die Färbungen einer und derselben Kultur gewissen Schwankungen unterworfen waren, indem z. B. eine orange gefärbte Kultur manchmal den nächsten Tag gelb erschien, dann wieder orange usw. (es sei hier bemerkt, daß die Kulturen, welche solche Schwankungen aufwiesen, ganz bakterienfrei waren). Was nun den osmotischen Druck anbetrifft, so ließ es sich erkennen, daß die intensiven Färbungen nur in gewissen isomolekularen Lösungen der

1) Es sind nach dem „Code": 291, 201, 156, 126, 101.

Tabelle

Lös. a = 1,5 % Glykose in

Nährlösung	Färbung am 4. Tage	Färbung am 5. Tage
Lös. a	schwach gelblich	gelblich
a + KCl 1 Mol	0	0
a + " 0,5 "	0	0
a + " 0,25 "	0	0
a + " 0,125 "	0	0
a + " 0,1 "	gelblich-grünlich	gelb
a + " 0,05 "	gelb-grün	—
a + " 0,025 "	schwach gelblich	—
a + NaCl 1 Mol	0	0
a + " 0,5 "	0	0
a + " 0,25 "	0	0
a + " 0,125 "	gelblich-grünlich	gelblich
a + " 0,1 "	grünlich	gelb
a + " 0,05 "	0	grünlich-gelb
a + " 0,025 "	0	0
a + $MgCl^2$ 1 Mol	0	0
a + " 0,5 "	gelblich	gelb
a + " 0,25 "	0	gelblich
a + " 0,125 "	grünlich	deutlich orange
a + " 0,1 "	0	gelb-orange
a + " 0,05 "	grünlich	gelb-orange
a + " 0,025 "	grün	gelb
a + $CaCl^2$ 1 Mol	0	0
a + " 0,5 "	0	0
a + " 0,25 "	0	0
a + " 0,125 "	grünlich	gelb-orange
a + " 0,1 "	0	gelblich-grün
a + " 0,05 "	grünlich	grünlich-gelb
a + " 0,025 "	0	0
a + $KClO^3$ 0,25 Mol	0	schwach grünlich
a + " 0,125 "	grün	—
a + " 0,1 "	grün	grün-gelblich
a + " 0,05 "	0	grün-gelblich
a + " 0,025 "	0	0

betreffenden Salze auftraten (0,05—0,125 Mol.); bei den höheren Konzentrationen, bei welchen noch das Wachstum ziemlich gut vor sich ging, war die Färbung merklich abgeschwächt oder blieb ganz

2.

dest. Wasser. Thermostat 25 °.

Färbung am 6. Tage	Färbung am 15. Tage	Färbung am 30. Tage	Färbung am 45. Tage
—	—	—	—
0	0	gelblich	weniger gewachsen
0	gelblich	—	—
gelblich	gelb	—	—
gelb	—	—	—
gelb-orange	—	—	orange-braun
gelb-orange	—	—	orange-braun
—	gelblich	—	—
0	0	0	0 verkümmert
0	0	0	0 zieml. entwickelt
grünlich-gelb	gelb	gelb	—
gelb	—	gelb-orange	orange-braun
gelb-orange	—	—	orange
—	gelb	gelb-orange	orange
gelblich	gelb	—	—
gelblich	—	—	— wenig gewachsen
schwach gelb-orange	—	—	—
schwach gelb-orange	—	—	—
stark orange	orange-rot	—	orange
orange	orange-rot	—	orange
orange	deutlich orange	—	orange
gelb-orange	—	—	—
0	0	0	0 (kein Wachstum)
0	0	0	0 kaum gewachsen
0	0	0	0 wenig gewachsen
orange	—	—	—
gelb-orange	orange	—	—
gelb	gelb-orange	—	—
gelblich	—	—	—
grün	grün-gelblich	—	gelblich
—	gelb	gelb-orange	—
—	gelb	orange	—
—	gelb-orange	orange	—
grünlich	grünlich-gelb	gelb-orange	orange

aus; ebenso erschienen die Färbungen schwächer bei niederen Konzentrationen. Andererseits muß es hier hervorgehoben werden, daß man schon bei viel geringeren Konzentrationen als diejenige der

Tab. 2, eine merkliche Beschleunigung der Färbung wahrnehmen kann: z. B. in den Kulturen, welche 0,001 % $MgCl^2$ oder KCl in a-Lösung enthielten, war die Färbung noch deutlich stärker, als in der bloßen a-Lösung. Aus diesen Versuchen, wie auch aus den vorigen trat hervor, daß die Wirkung eines Salzes oft in keiner Beziehung zu dem Nährwert dieses Salzes für die Pilze steht. Das für die Ernährung der Pilze unentbehrliche Mg, welches, wie hingewiesen wurde, eine besondere Rolle für die Farbstoffbildung spielt, hat sich auch für *Hypocrea* in dieser Hinsicht am wirksamsten erwiesen, aber Ca steht in dieser Beziehung dem Mg nicht viel nach; und ihm kommt kaum ein Nährwert für die Pilze zu[1]). Auch üben KCl und NaCl einen fast gleichen Einfluß auf die Färbung aus; ja sogar öfter wiesen die NaCl-Kulturen eine intensivere Färbung auf, als die entsprechenden KCl-Kulturen, obwohl es noch sehr fraglich ist, ob Na irgend welchen Nährwert für die Pilze besitzt, während K bekanntlich ganz unentbehrlich ist[2]). Obgleich *Hypocrea*, wie auch andere Schimmelpilze $KClO_3$[3]) ohne besondere Schädigung ertragen kann, so bemerkt man doch, daß der Pilz mit diesem Salz merklich schlechter wächst, als mit der entsprechenden Menge von KCl. Trotzdem fällt die Färbung der $KClO_3$-Kulturen intensiver aus als diejenige der KCl-Kulturen. Aus dem Verhalten des Pilzes mit N-Verbindungen wird noch deutlicher die Verschiedenheit der Bedingungen, welche das Wachstum und die Farbstoffbildung zu begünstigen, resp. zu verhindern pflegen, hervortreten.

Kap. 2. Die Wirkung der N-Verbindungen auf die Farbstoffbildung.

Alle N-Verbindungen, um welche es sich hier handelt, stellen eine mehr oder weniger gute N-Quelle für *Hypocrea* dar, so daß in ihrer Gegenwart ohne Ausnahme das Wachstum des Pilzes begünstigt war. Dagegen war die Farbstoffbildung meistens abgeschwächt, verspätet oder ganz beseitigt; nur in einem einzigen Fall, wie wir sehen werden, bei ganz speziellen Bedingungen wird die Farbstoffbildung durch die Gegenwart von N-Verbindungen stark beschleunigt.

In folgender Tab. sind die Resultate der Kulturen mit N-Verbindungen zusammengestellt:

1) Lafar, Techn. Mykologie, I, S. 390, 2. Aufl.

2) Lafar, Techn. Mykologie, I, S. 385/86.

3) Manassein in Wiesner, Untersuch. 1872 (zit. n. Loew, Syst. d. Giftwirk.).

Tabelle 3.

Temperatur 25 °.

Nährlösung		Färbung am 4. Tage	Färbung am 10. Tage	Färbung am 30. Tage
a-Lösung = 1,5 % Glyk. in dest. Wasser		schwach gelbl.	gelblich	—
a + NH_4Cl	0,5 %	0	0	0
	1 „	0	0	0
a + NH_4NO_3	0,5 „	0	0	0
	1 „	0	0	0
a + $(NH_4)_2SO_4$	0,5 „	0	0	0
	1 „	0	0	0
a + $(NH_4)_2HPO_4$	0,5 „	0	0	schwach gelblich
	1 „	0	0	0
a + Am. tart.	0,5 „	0	schwach gelbl.	—
	1 „	0	schwach gelbl.	—
a + KNO_3	0,5 „	0	0	sehr schw. gelbl.
	1 „	0	gelblich	—
a + $NaNO_3$	0,5 „	0	0	sehr schw. gelbl.
	1 „	0	0	schwach gelblich
a + KNO_2	0,25 „	0	0	schwach gelblich
	0,5 „	0	0	schwach gelblich
a + Asparagin	0,5 „	0	0	—
	1 „	0	0	schwach gelblich
	2 „	0	0	schwach gelblich
a + Harnstoff	0,25 „	0	0	sehr schw. gelbl.
	0,5 „	0	0	schwach gelblich

In keiner Kultur dieser Tabelle, für welche eine Färbung angegeben ist, war dieselbe stärker als die Färbung der Kultur in der bloßen a-Lösung. Da bei den Versuchen mit anderen Salzen (Tab. 2) gewisse Konzentrationen von ihnen (0,05 — 0,125 Mol) sich als besonders günstig für die Farbstoffbildung erwiesen haben, so wurden außer schon früher erwähnten Kulturserien mit NH_4Cl in isomolekularen Konzentrationen, auch die Kulturen mit KNO_3 und $NaNO_3$ (0,25, 0,1 und 0,125 Mol) angestellt; noch nach 15 Tagen blieben sie völlig farblos.

Es war nun jetzt interessant zu untersuchen, ob die N-Verbindungen ihre hemmende Wirkung auf die Farbstoffbildung auch dann ausüben, wenn in der a-Lösung die Farbstoffbildung befördernde Salze wie $MgCl^2$, KCl usw. in der günstigen Konzentration vorhanden sind. Zur Beantwortung dieser Frage wurden folgende Kulturen angestellt:

Tabelle 4.

a = 1,5 % Glykose in dest. Wasser. Temperatur 25 °.

Nährlösung	Färbung am 4. Tage	Färbung am 10. Tage	Färbung am 15. Tage	Färbung am 30. Tage
a + $MgCl^2$ 0,05 Mol	deutl. orange	orange-rot	orange-rot	orange-braun
a + „ 0,1 „	deutl. orange	orange-rot	orange-rot	orange-braun
a + „ 0,05 „ + NH_4Cl 0,05 „	0	0	0	0
a + „ 0,05 „ + NH_4NO_3 0,05 „	0	0	0	0
a + „ 0,05 „ + Am.tart. 0,05 „	0	0	schwach gelb	gelb
a + „ 0,05 „ + KNO_3 0,05 „	0	schw.gelbl.	gelblich	gelb
a + „ + KON_2 0,05 „	0	0	schwach gelbl.	gelblich
a + „ + Asparag. 0,05 „	0	0	sehr schw. gelbl.	sehr schw. gelbl.
a + „ + Harnst. 0,05 „	0	0	0	schwach gelbl.
a + KCl 0,05 „	gelblich	gelb-orange	gelb-orange	orange-braun
a + „ 0,1 „	gelblich	gelb-orange	gelb-orange	orange-braun
a + „ 0,05 „ + NH_4Cl 0,05 „	0	0	0	0
a + „ 0,05 „ + NH^4NO_3 0,05 „	0	0	0	0
a + „ + KNO_3 0,05 „	0	gelblich	gelblich	gelblich
a + „ + KNO_2 0,05 „	0	0	gelblich	gelblich
a + „ + Asparag. 0,05 „	0	0	0	gelblich
a + „ + Harnst. 0,05 „	0	0	0	gelblich
a + NaCl 0,05 „	gelbl.-grün	gelb-orange	gelb-orange	orange-braun
a + „ 0,1 „	0	gelb-orange	gelb-orange	orange-braun
a + „ 0,05 „ + NH_4Cl 0,05 „	0	0	0	0
a + „ 0,05 „ + KNO_3 0,05 „	0	gelblich	gelblich	gelblich
a + „ 0,05 „ + Asparag. 0,05 „	0	0	0	gelblich
a + $CaCl_2$ 0,05 „	grünlich	gelb-orange	gelb-orange	orange
a + $CaCl^2$ 0,1 „	grünlich	orange	orange	orange
a + $CaCl^2$ 0,05 „ + NH_4Cl 0,05 „	0	0	0	0
a + $CaCl_2$ 0,05 „ + KNO_3 0,05 „	0	gelblich	gelblich	gelb
a + $CaCl^2$ 0,05 „ + Asparag. 0,05 „	0	0	schwach gelbl.	gelblich
a + $KClO_3$ 0,05 „	grün-gelb	gelb	gelb-orange	orange
a + „ 0,1 „	grün-gelb	gelb	gelb-orange	orange
a + „ 0,05 „ + NH_4Cl 0,05 „	gelb	orange	deutl. orange	orange
a + „ 0,05 „ + KNO_3 0,05 „	0	0	gelblich	gelb
a + „ 0,05 „ + Asparag. 0,05 „	0	0	0	gelblich

Aus dieser Tabelle, wie auch aus der Tab. 3 sieht man, daß durch die Gegenwart von N-Verbindungen die Farbstoffbildung mehr oder weniger stark beeinflußt und zwar in den meisten Fällen dadurch mehr oder weniger stark verspätet oder herabgesetzt wurde. Dabei aber hatten die Ammonsalze der Mineralsäuren (außer $(NH_4)_2HPO_4$) am stärksten in dieser Hinsicht eingewirkt und zwar merkwürdigerweise in zwei entgegengesetzten Richtungen. In Abwesenheit von anderen Salzen wie auch in Gegenwart von Salzen

außer $KClO_3$ wurde durch die Ammonsalze die Farbstoffbildung völlig verhindert, während mit $KClO_3$ und NH_4Cl im Gegenteil die Färbung ganz auffällig beschleunigt wurde. Noch deutlicher trat diese auffällige Verschiedenheit bei der Einwirkung eines solchen Ammonsalzes aus den parallelen Kulturen mit $MgCl^2$ resp. $KClO_3$ + abnehmende Mengen von NH_4NO_3 hervor:

Tabelle 5.

a = 1,5 % Glykose in dest. Wasser. Temperatur 25 °.

Nährlösung	Färbung am 4. Tag	Färbung am 10. Tag	Färbung am 15. Tag	Färbung am 30. Tag
a + $MgCl^2$ 0,05 Mol + NH_4NO_3 0,05 Mol	0	0	0	0
a + „ 0,05 „ + „ 0,025 „	0	0	0	0
a + „ 0,05 „ + „ 0,01 „	0	0	0	0
a + „ 0,05 „ + „ 0,005 „	0	0	schw. gelb	schwach gelb
a + $MgCl_2$ 0,05 „ + „ 0	orange-gelb	orange	orange-rot	orange-braun
a + $KClO_3$ 0,05 Mol + NH_4NO_3 0,25 Mol	gelb	orange	st. orange	orange-rot-braun
a + „ 0,05 „ + „ 0,1 „	gelb	gelb-orange	orange	orange-rot-braun
a + „ 0,05 „ + „ 0,05 „	gelb	gelb	gelb-orange	orange-rot-braun
a + „ 0,05 „ + „ 0,01 „	gelb	gelb	gelb	orange-braun
a + „ 0,05 „ + „ 0,005 „	gelb	gelb	gelb-orange	—
a + „ 0,05 „ + „ 0	grün-gelb	grün-gelb	gelb-orange	orange-braun

Also in Gegenwart von $MgCl^2$ erscheint die stark abgeschwächte und verspätete Färbung nur bei einer sehr kleinen Menge von NH_4NO_3, während umgekehrt bei $KClO_3$ gerade die größeren Konzentrationen von NH_4NO_3 die Farbstoffbildung am stärksten zu beschleunigen und nicht zu verhindern pflegen.

Wie ist nun dieser auffallende Unterschied in dem Verhalten des Pilzes zu erklären? Ehe wir diese Frage zu beantworten versuchen, wollen wir zunächst die Vorgänge in den Kulturen von *Hypocrea* mit verschiedenen N-Quellen etwas näher betrachten. Für diesen Zweck sind die Kulturen in den „vollständigen“ Nährlösungen, d. h. in solchen, deren Kulturflüssigkeit außer C- und N-Quellen auch die Quellen von unentbehrlichen Aschenbestandteilen in einer genügenden Menge enthält, viel geeigneter als die Kulturen in a-Lösung; denn natürlich geht das Wachstum des Pilzes in einer solchen „vollständigen“ Nährlösung bedeutend lebhafter vor sich, und dadurch sind die mit der Ausnützung der Nährstoffe verbundenen Änderungen in der Kulturflüssigkeit besser ausgeprägt

und leichter wahrzunehmen, als in den a-Lösungen mit ihrem beschränkten Wachstum und geringem Stoffumsatz.

In den Kulturen von *Hypocrea* in einer Glykoselösung (z. B. 1,5 %) + KH_2PO_4 0,2 % + $MgSO_4$ 0,05 % + NH_4NO_3 0,1 Mol bleibt die Kulturflüssigkeit auch dann, wenn die Kultur monatelang steht, völlig farblos. Wird in solcher Nährlösung NH_4NO_3 durch eine entsprechende Menge von NH_4Cl oder $(NH_4)_2SO_4$ ersetzt, so wird sich dadurch die Sache nicht ändern. Die Kulturflüssigkeit bleibt wasserhell. Ersetzt man aber die obigen Ammonsalze durch $(NH_4)_2HPO_4$ 0,1 Mol, so nimmt die Kulturflüssigkeit bei längerem Stehen eine schwach gelbliche Färbung an; noch deutlicher wird die Färbung der Nährlösung, wenn man dem Pilz die organischen Ammonsalze als N-Quelle darbietet: bei weinsaurem, apfelsaurem, zitronensaurem und oxalsaurem Ammon wird die Kulturflüssigkeit der älteren Kulturen mehr oder weniger deutlich gelb-braun. Die Kulturflüssigkeit bei allen Ammonsalzen als N-Quelle reagiert deutlich sauer. In den sonst gleichen Kulturen, die aber anstatt der Ammoniumsalze Nitrate (wie KNO_3, $NaNO_3$, $CsNO_3$, $RbNO_3$, $LiNO_3$ und $Ca(NO_3)_2$) enthalten, wird die Kulturflüssigkeit mit der Zeit gelb-braun, indem sie allmählich eine schwach alkalische Reaktion annimmt; die Kulturen von *Hypocrea* mit Ammonsalzen und Nitraten als N-Quelle bieten noch manche Eigentümlichkeiten in bezug auf die Konidienbildung (siehe später). Hier will ich hervorheben, daß das ausschlaggebende Moment für einen verschiedenen Verlauf der Kulturen mit diesen N-Quellen hauptsächlich durch die Stoffwechselprodukte, welche sich nach dem Wegnehmen von Stickstoff aus diesen Salzen in der Nährlösung anhäufen, bestimmt wird. Durch das Entnehmen von Ammon aus einem Ammonsalz wird die Säure, deren Salz als N-Quelle diente, befreit und häuft sich allmählich in der Nährlösung an, umgekehrt wird bei Nitraten durch die N-Assimilation die Veranlassung zur Anhäufung der entsprechenden Base gegeben. In den Kulturen von *Hypocrea* mit Ammonsalzen ließ sich ein nicht unerheblicher Säuregehalt wahrnehmen. In der folgenden Tabelle sind die Mengen in ccm von $NaOH^{n/10}$ angegeben, welche erforderlich waren, um 50 ccm von Nährlösung mit einigen Ammonsalzen zu neutralisieren:

Als Indikator diente eine Lackmuslösung; die CO_2 wurde aus der Kulturflüssigkeit durch 5—10 Minuten langes Kochen entfernt.

Tabelle 6.

50 ccm dest. Wasser. Glykose 0,25 Mol + KH_2PO_4 0,2 % + $MgSO_4$ 0,05 % = C.
Temperatur 25°. Dauer: 15 Tage.

Nährlösung	N-Quelle	Trockengew. in mg	% N im Mycel	Säuregehalt der Nährlösung in ccm von NaOH n/10
C +	NH_4Cl 0,1 Mol	248	6,7	24
C +	NH_4NO_3 0,1 „	207	7	19,7
C +	$(NH_4)_2SO_4$ 0,1 „	318	5,8	27,3
C +	$(NH_4)_2HPO_4$ 0,1 „	408	7,9	16,3
C +	Am. Tart. 0,1 „	643	6,6	26,4

Das Auftreten der freien Säuren in den Pilzkulturen mit Ammonsalzen als N-Quelle wurde schon vielfach beobachtet. So beobachtete Tanret[1]) in den Kulturen von *Aspergillus niger* auf der „liquide Raulin" eine Anhäufung von Salpetersäure, welche besonders erheblich bei einer erhöhten (35—40°) Temperatur war. Bei dem Ersatz von NH_4NO_3 in der „liquide Raulin" durch die entsprechenden Mengen von NH_4Cl oder $(NH_4)_2SO_4$ konnte er das Auftreten der entsprechenden freien Säuren feststellen. Seitdem wurde die Frage über die Vorgänge in Pilzkulturen mit verschiedenen Ammonsalzen als N-Quelle mehr als einmal aufgenommen[2]). Das wesentliche Resultat für uns hier aus den Ergebnissen dieser Forscher ist, daß bei der Assimilation von Stickstoff aus Ammonsalzen durch die Pilze eine Ansammlung von entsprechenden freien Säuren stattfindet. Daß es sich bei *Hypocrea* in Nährlösungen mit anorg. Ammonsalzen als einzige N-Quelle um das Freiwerden von Mineralsäuren handelt, leuchtet auch aus dem Verhalten des Pilzes in der Rohrzuckerlösung ein. Die ersten Kulturen von *Hypocrea* in den Rohrzuckerlösungen wurden mit NH_4NO_3 als N-Quelle angestellt; sie wuchsen ganz gut und lieferten gute Ernten. Bei den Versuchen, den Pilz in Rohrzuckerlösung mit anderen N-Quellen zu kultivieren, stellte es sich aber bald heraus, daß *Hypocrea* unfähig ist, Rohrzucker zu invertieren. Wenn man aber ihr N in Form von Ammonsalz einer starken Mineralsäure darbietet, so wird die freiwerdende

1) Comptes rendus de l'académie des sciences 1896, p. 948. — Bulletin de Sc. chim. de Paris 1896, 3. Sér., S. 614.

2) Butkewitsch, Jahrb. f. wiss. Bot., 1903, S. 147; Nikitinsky, Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XL, S. 1; Kohn u. Czapek, Hofmeist. Beitr. z. chem. Physiol. u. Path., 1906, S. 302.

Mineralsäure die Hydrolyse des Rohrzuckers vollziehen und ihn so dem Pilze zugänglich machen. So z. B. konnte *Hypocrea* sich nicht in einer Rohrzuckerlösung entwickeln, wenn ihr Stickstoff als KNO_3 zur Verfügung stand. Zwei Wochen nach der Impfung reduzierte die Kulturflüssigkeit solcher Kulturen nicht die Fehlingsche Lösung; auch mit organischen Ammonsalzen und Rohrzucker war kein Wachstum zu verzeichnen, und Rohrzucker blieb wieder uninvertiert. Solche Ammonsalze wie Ammonium tartrat, -citrat, -malat und -oxalat sind als C-Quelle für *Hypocrea* auch dann untauglich, wenn man dem Pilz gleichzeitig eine andere N-Quelle darbietet. Dagegen gedieh mit NH_4Cl als einzige N-Quelle *Hypocrea* ebenso gut, wie mit NH_4NO_3, und in beiden Fällen reduzierte die Nährflüssigkeit die Fehlingsche Lösung schon am 4. Tage. Fügt man aber zu einer Kultur in Rohrzuckerlösung mit NH_4Cl oder NH_4NO_3 vor der Impfung etwas im Überschuß $CaCO_3$-Pulver, um eine Anhäufung von freien Mineralsäuren durch rechtzeitige Neutralisation zu verhindern, so unterbleibt die Invertierung des Rohrzuckers sowie auch das Wachstum des Pilzes in solchen Kulturen. In folgender Tabelle sind die Ergebnisse einiger Kulturen in Rohrzuckerlösung mit denen in den entsprechenden Kulturen mit Glykose zusammengestellt:

Tabelle 7.

KH_2PO_4 0,2 % + $MgSO_4$ 0,05 % = 2 S. Temperatur 25°. Dauer 15 Tage.

C-Quelle	N-Quelle	Volum ccm	Trockengewicht mg	Reduktion d. Fehlingschen Lösung
1. 0,25 Mol Sacch. + 2 S	+ KNO_3 0,1 Mol	25	0	0
2. 0,25 „ Glyk. + 2 S	+ „ 0,1 „	25	153	
3. 0,25 „ Sacch. + 2 S	+ NH_4NO_3 0,1 „	50	318	+
4. 0,25 „ Glyk. + 2 S	+ „ 0,1 „	50	207	
5. 0,25 „ Sacch. + 2 S	+ NH_4NO_3 — $CaCO_3$	50	0	0
6. 0,25 „ Glyk. + 2 S	+ „ — „	50	504	
7. 0,25 „ Sacch. + 2 S	+ Am tart. 0,1 Mol	50	0	0
8. 0,25 „ Glyk. + 2 S	+ „ 0,1 „	50	643	

Schon die Tatsache, daß *Hypocrea rufa* keine Invertase besitzt, hat ein gewisses Interesse; denn die Fähigkeit Rohrzucker zu verarbeiten, gehört bekanntlich zu den verbreitetsten Eigenschaften der Organismen. Aber zurzeit sind schon eine Reihe von Bakterien und einige Pilze bekannt geworden, welche Rohrzucker zu verarbeiten

unfähig sind[1]). Auffallend ist auch, wie *Hypocrea* mit Hilfe der frei werdenden Säure sich Saccharose zugänglich zu machen vermag. Es ist aber wahrscheinlich, daß auch andere Pilze, welche keine Invertase besitzen und N aus den anorg. Ammonsalzen zu gewinnen vermögen, in Gegenwart von Ammonsalzen der starken Mineralsäuren in Rohrzuckerlösungen gedeihen, indem dieses durch die befreite Säure invertiert wird. Man findet z. B. bei Butkewitsch[2]), daß *Rhizopus nigricans*, welcher auch Rohrzucker zu invertieren unfähig ist, ihn ebenso durch die aus den Ammonsalzen befreiten Säuren zu verarbeiten vermag. Wir haben die Versuche mit Saccharose an dieser Stelle deshalb angeführt, weil sie deutlich zeigen, daß auch in *Hypocrea*-Kulturen mit Ammonsalzen als N-Quelle die entsprechenden freien Sänren entstehen. Es ist nun zweifellos, daß diesen Säuren in der Wirkung der Ammonsalze auf die Farbstoffbildung eine große Rolle zukommt; denn es läßt sich nachweisen, daß die Färbung der a-Lösung ohne Zusatz von Salzen oder mit Salzen, die die Farbstoffbildung befördern, durch die Zugabe von geringen Mengen der Säuren mehr oder weniger stark beeinflußt, ja ganz beseitigt werden kann. In folgender Tab. sind die Resultate der Kulturen mit kleinen Mengen von verschiedenen Säuren angegeben:

Tabelle 8.

Nährlösung	Färbung am 10. Tag	Färbung am 20. Tag	Färbung am 30. Tag
a = 1,5 % Glykose in dest. Wasser	gelblich	schwach gelb	grün-gelb
a + HCl 0,01 %	0	0	0 (wenig entw.)
a + „ 0,005 „	0	0	0 (besser entw.)
a + „ 0,001 „	grünlich	grün-gelblich	gelblich
a + HNO_3 0,01 „	0	0	0 (kaum gew.)
a + „ 0,005 „	0	0	0 (kaum gew.)
a + „ 0,001 „	0	0	0 (besser entw.)
a + H_2SO_4 0,01 „	0	0	0
a + „ 0,005 „	0	0	schwach grünlich
a + „ 0,001 „	0	schw. grünlich	grün-gelb
a + H_3PO_4 0,01 „	grünlich-gelb	—	gelb
a + „ 0,005 „	grünlich	grünlich-gelb	gelblich
a + „ 0,001 „	grünlich	gelblich	gelb

1) Näheres darüber findet man bei Czapek, Biochemie der Pfl., I, S. 275—276.
2) Jahrb. f. wiss. Bot., 1903, S. 147.

Fortsetzung der Tabelle 8.

Nährlösung	Färbung am 10. Tag	Färbung am 20. Tag	Färbung am 30. Tag
a + Oxalsäure 0,01 %	0	0	0
a + „ 0,005 „	0	0	0
a + Citronensäure 0,01 „	grünlich	grün	grün-gelb
a + „ 0,01 „	grün	grün-gelb	gelblich
a + Weinsäure 0,25 „	grünlich	grünlich-gelb	gelb
a + „ 0,1 „	grünlich	grün-gelb	gelb
a + „ 0,05 „	grünl.-gelbl.	gelblich	gelb
a + $MgCl_2$ 0,05 Mol	orange	orange	orange
a + $MgCl^2$ 0,05 „ + 0,005 % HCl	0	0	0
a + „ 0,05 „ + 0,005 „ NO_3H	0	0	0
a + „ 0,05 „ + 0,001 „ HCl	gelb	gelb-orange	orange-braun
a + „ 0,05 „ + 0,001 „ HNO_3	0	0	schw. gelblich

Es ist also für sehr kleine Mengen der starken Säuren oder für etwas stärkere Konzentrationen der schwachen die grünliche Nüance charakteristisch, welche hier ziemlich lange dauert. Die gleiche grüne Färbung wird auch durch die sauer reagierenden Salze hervorgerufen, z. B. in den sonst gleichen Kulturen mit saurem KH_2PO_4 und K_2HPO_4. Bei Gegenwart von KH_2PO_4 bleiben die Kulturen 5—6 Tage grün, während mit K_2HPO_4 die Färbung rasch in gelb-gelb-orange übergeht. Die bleibende grüne Färbung ist also für die Nährlösungen charakteristisch, welche wenig H-Jonen enthalten, eine größere Menge derselben verhindert völlig die Färbung.

Was geschieht nun in der Kultur, wo $KClO_3$ und NH_4NO_3 (oder ein anderes Ammonsalz von einer starken Mineralsäure) sich gleichzeitig befinden? Bei Assimilation von N entsteht in solcher Kultur die freie NO_3H (oder eine andere starke Mineralsäure). Dadurch wird aus dem $KClO_3$ ein Teil von $HClO_3$ in Freiheit gesetzt, so daß hier nicht die Säure aus dem Ammonsalz, sondern die freie $HClO_3$ zur Anhäufung kommt. Es handelt sich dabei natürlich um sehr kleine Mengen von Chlorsäure, denn die Entwickelung solcher Kulturen ist eine sehr geringe. Desto interessanter ist, daß solche Kulturen eine sehr intensive Färbung annehmen; das deutet darauf hin, daß die stark oxydierenden Substanzen, wie $HClO_3$ die Farbstoffbildung begünstigen.

Also läßt sich die Wirkung der Ammonsalze von starken Mineralsäuren auf die Wirkung der entsprechenden Säuren zurückführen. Wie die Tabellen 3 und 4 zeigen, vermögen auch andere

N-Verbindungen die Farbstoffbildung herabzusetzen oder manchmal ganz zu beseitigen, und es fragt sich, ob hier nicht auch die entsprechenden Stoffwechselprodukte verantwortlich sein könnten. Man sollte zunächst in den vollständigen Kulturen bei stärkerem Wachstum und dementprechend größerem N-Verbrauch auch eine stärkere Einwirkung der Stoffwechselprodukte erwarten, falls diese allein die Färbung verhindern. Aber das ist nicht der Fall, z. B. in „vollständigen" Nährlösungen mit organ. Ammonsalzen, mit KNO_3 und den anderen Nitraten, KNO_2, Asparagiu und Harnstoff, wo die Kulturflüssigkeit eine gelb-braune Färbung annimmt, während in der a-Lösung mit denselben N-Verbindungen die Farbstoffbildung beeinträchtigt ist. Daher ist man zur Annahme gedrängt, daß auch eine reichliche N-Assimilation für die Farbstoffbildung ungünstig ist. Es erinnert daran, daß auch die Glykose bei einer höheren Konzentration von 4—5 % die Farbstoffbildung beeinträchtigt, während sie das Wachstum begünstigt. Es ergibt sich daraus, daß bei sehr intensiver Ernährung und entsprechendem Wachstum die Farbstoffbildung nur in geringem Grad stattfinden kann.

Kapitel 3. Die Abhängigkeit der Farbstoffbildung von Sauerstoff.

Bei den Versuchen mit verschiedenen die Farbstoffbildung befördernden Salzen fiel es immer auf, daß die sonst gleichen Kulturen bessere Resultate in bezug auf die Farbstoffbildung ergaben, wenn sie in den Kolben mit breitem Boden, in welchen die Nährlösung eine größere Oberfläche bildet, angesetzt wurden. Noch deutlicher kann man die Abhängigkeit der Farbstoffbildung vom Sauerstoff der Luft in den Kulturen in Reagenzgläsern verfolgen: dazu wurden vier Kulturen in Reagenzgläsern gemacht: 2 mit a-Lös. + $MgCl^2$ 0,05 Mol und 2 — mit KCl 0,05 Mol; nach der Impfung wurden sie senkrecht stehen gelassen, in allen entwickelte sich das Mycel hauptsächlich an der Oberfläche und bildete hier eine dichte Mycelscheibe, von der aber ziemlich tief in die Kulturflüssigkeit ansehnliche Mycelzweige herabhingen. Die Färbung erschien zuerst dicht unter der Oberfläche und bildete hier um die Mycelscheibe herum eine wenige mm dicke gefärbte Zone; dagegen blieb tiefer um die herabhängenden Mycelzweige herum die Kulturflüssigkeit lange farblos, bis der an der Oberfläche gebildete Farbstoff langsam herabdiffundierte und auch hier die Nährlösung färbte.

In dem luftleeren Raum bildet sich kein Farbstoff. 3 Kulturen mit a-Lösung + $MgCl^2$ 0,25 Mol resp. KCl 0,05 Mol resp. $KClO_3$ 0,05 Mol

wurden drei Tage wachsen gelassen und dann in den luftleeren Raum gebracht; nach 14 Tagen waren alle drei ganz farblos. Da die Farbstoffbildung von *Hypocrea* in so engen Beziehungen zum Sauerstoff der Luft zu stehen scheint, so liegt es nahe, anzunehmen, daß die Farbstoffbildung von *Hypocrea* ein Oxydationsvorgang ist. Diese Annahme findet ihre Unterstützung darin, daß, wie wir sahen, die oxydierenden Substanzen wie $KClO_3$ besonders unter Bedingungen, in denen aus diesem Salz $HClO_3$ ins Freie gesetzt wurde, die Farbstoffbildung stark beschleunigen; andererseits läßt es sich nachweisen, daß eine reduzierende Substanz wie Na_2SO_3 (0,25 %) die Färbung der a-Lösung sowie auch der a-Lösung + $MgCl^2$ 0,05 Mol gänzlich verhindert. Eine reduzierende Substanz wie $NaHSO_2$ (Natriumhydrosulfit) vermag auch die gefärbte Kulturflüssigkeit von *Hypocrea* zu entfärben, ebenso wie Indigoblaulösung. Während diese nach Zutritt von Luft wieder blau wird, bleibt die Kulturflüssigkeit von *Hypocrea* auch nach Schütteln mit Luft farblos.

Die reduzierenden Bakterien aus dem faulenden Erbsenwasser vermögen die gefärbte *Hypocrea*-Kulturlösung nur teilweise zu entfärben. Die orange oder gelb-orange gefärbte Kulturflüssigkeit (ohne Pilzmycel) wird in Gegenwart von solchen Bakterien reiner gelb. Auch in den bakterienfreien Kulturen von *Hypocrea* beobachtet man Schwankungen der Färbung, indem gestern orange gefärbte Kulturen heute mehr gelb erscheinen, dann kann man wieder eine orange Nüance bemerken usw. In der folgenden Tabelle sind solche Farbenschwankungen der zwei $MgCl^2$-Kulturen, in welchen sie besonders gut ausgeprägt zu sein pflegen, in den Zahlen des „Code" angegeben:

1,5 % Glykose in dest. Wasser + $MgCl_2$ 0,05 Mol.
Dunkelzimmer, Temperatur 20 °.

	Färb. am 6. Tag	Färb. am 7. Tag	Färb. am 8. Tag	Färb. am 9. Tag	Färb. am 10. Tag	Färb. am 11. Tag	Färb. am 12. Tag	Färb. am 13. Tag	Färb. am 14. Tag	Färb. am 15. Tag
1	136	126	156	151	131	126	126	126	101	101
2	136	126	156	156	156	136	136	151	101	101

Wenn man aber eine gefärbte Kulturflüssigkeit ohne Pilzmycel stehen läßt, so kann sie ihre Farbe im Dunkeln sowie am Licht monatelang behalten. Aus der Tab. 2 ersehen wir, daß alle Farbennüancen grün, gelb und orange mit Übergängen in einer und der-

selben Kultur nacheinander folgen können. Betrachtet man die Farbstoffbildung von *Hypocrea* als einen Oxydationsvorgang, so können diese Farbennüancen als verschiedene Oxydationsstufen aufgefaßt werden. Die Schwankungen der Farbennüancen, welche man in bakterienfreien *Hypocrea*-Kulturen beobachtet, wiesen darauf hin, daß der Pilz vielleicht den in dem Farbstoff gebundenen Sauerstoff in gewissem Maße wieder auszunützen versteht. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß manche farbstoffbildenden Bakterien[1]) mit Hilfe ihres Farbstoffes den Sauerstoff der Luft binden und dann bei Mangel an Sauerstoff ihn auszunützen fähig sind.

Andere Faktoren.

Die Temperatur hat keine spezifische Wirkung auf die Farbstoffbildung; die sonst gleichen $MgCl^2$-Kulturen, welche im Thermostat bei 25° (optimale Temperatur für das Wachstum von *Hypocrea*) stehen gelassen wurden, entwickelten ihre Färbungen etwas rascher, als die Kulturen, welche bei schwankender Zimmertemperatur standen, was augenscheinlich auf die Begünstigung des Wachstums in den ersten Kulturen zurückzuführen war. Nach 1—2 Tagen erreichten auch die Kulturen bei Zimmertemperatur die Nüancen der Thermostatkulturen (die Färbungen wurden nach dem „Code“ notiert). Auch das Licht hat keinen entscheidenden Einfluß auf die Farbstoffbildung. Die gleichen $MgCl^2$-Kulturen, welche im Thermostaten (25°) an Licht und im Dunkeln standen, zeigten einen ganz übereinstimmenden Verlauf der Färbungen.

Einen merkwürdigen Einfluß auf die Färbung hat ein Zusatz von $CaCO_3$. In einer Kultur: a-Lös. + $MgCl^2$ 0,05 M, zu welcher $CaCO_3$-Pulver zugefügt wurde, fehlte die gewöhnliche Färbung gänzlich; es war kein Zufall, denn bei Wiederholung des Versuches wurde immer das Ausbleiben der Färbung beobachtet. Ganz ähnlich verhielten sich auch Kulturen in a-Lös. + KCl 0,1 Mol + $CaCO_3$, erst bei längerem Stehen wurde hier eine sehr schwache gelbliche Färbung wahrgenommen. Bei diesen Versuchen wurde $CaCO_3$-Pulver immer im Überschuß zugefügt, so daß der Boden des Kolbens mit einer dünnen Schicht von $CaCO_3$ bedeckt wurde. Eine Wirkung von gelöstem Ca konnte es nicht sein, da, wie wir sahen, $CaCl^2$ die Färbung beschleunigt. Ist die neutrale Reaktion, welche in

1) Ernsts Untersuchungen, mitget. v. Pfeffer. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss., 1896, S. 379.

Gegenwart von $CaCO_3$ aufrecht erhalten wird, für die Farbstoffbildung ungünstig? In der Tat reagierte die überwiegende Mehrzahl der gefärbten Kulturen immer deutlich sauer, aber andererseits verhinderte nicht die zuerst neutrale und dann schwach alkalische Reaktion der „vollständigen“ Kulturen mit KNO_3, KNO_2 usw. ihre Färbung. So wie $CaCO_3$ hat auch $CaSO_4$-Pulver die Färbung in einer KCl-Kultur herabgesetzt. Es ließ sich aber nachweisen, daß die Substanzen wie Kieselgur, Kaolin und besonders das Pulver von Tierkohle die Färbung von a-Lösung mit $MgCl^2$ oder KCl, zu denen sie vor der Impfung zugesetzt wurden, stark herabsetzen oder ganz beseitigen. Da diese Substanzen auf den Farbstoff nur physikalisch durch Adsorption einwirken können, so ist es wahrscheinlich, daß auch im Fall von $CaCO_3$ oder $CaSO_4$-Pulver eine solche Wirkung durch Adsorption vorliegt.

Eine interessante Eigentümlichkeit der Farbstoffbildung von *Hypocrea* besteht noch darin, daß ein Mycel, welches in schlechten Bedingungen für die Farbstoffbildung herangewachsen ist, lange Zeit keinen Farbstoff erzeugt, wenn es in eine dafür passende Nährlösung übertragen wird. Eine große Mycelscheibe, welche sich in einer a-Lösung + KCl 0,1 Mol + NH_4NO_3 0,1 % entwickelt hat, natürlich ohne die Färbung der Lösung hervorzurufen, wurde nach tüchtigem Auswaschen in dest. Wasser in die Lösung a + KCl 0,1 übertragen; gleichzeitig wurde eine gleiche Kultur in Lös. a + KCl 0,1 mit Konidien geimpft. Nach 5 Tagen war die letztere Kultur gelb-orange, während die Kultur mit übertragenem Mycel ganz farblos blieb, obgleich ihr Mycel sich lebhaft weiter entwickelte. Es sieht so aus, als ob es sich in solchen Fällen um eine hemmende Nachwirkung des Ammonsalzes handelt. Dagegen, wenn ein Stück Mycel aus der a-Lös. + KCl 0,01 %, wo es merkliche Färbung hervorrief, in die neue a-Lösung + KCl 0,1 Mol übertragen wurde, so färbte sich diese schon am dritten Tag gerade so, wie in einer geimpften Kultur von gleicher Zusammensetzung.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß außer Glykose auch andere C-Quellen in bezug auf die Farbstoffbildung geprüft wurden und zwar: Lävulose, Galaktose, Maltose, Glyzerin und Mannit. Mit allen gedieh der Pilz schlechter in N-Verbindungen freien Lösungen als in der Lösung a. Die Färbung bildete sich nur bei Lävulose und Galaktose aber bedeutend schwächer als in a-Lösung. Ein reichliches Auftreten des orange-braunen Farbstoffes wurde in den Kulturen auf Maccaroni und Reis beobachtet; intensiv färbte sich dabei das

Substrat (besonders Maccaroni), das Mycel selbst blieb ganz schwach gelb gefärbt.

Kapitel 4. Das Verhalten mit Ammonsalzen, Nitraten und Nitriten als N-Quelle.

Die Kulturen von *Hypocrea rufa* mit den Ammonsalzen der starken Säuren und mit Nitraten der Alkalimetalle als N-Quelle zeigen, wie erwähnt, einen auffallend verschiedenen Verlauf. Betrachten wir näher z. B. die Entwickelung des Pilzes in sonst gleichen Lösungen, aber mit NH_4NO_3 und KNO_3 als N-Quellen:

A) Glykose 0,25 Mol + 2 S[1]) + NH_4NO_3 0,1 Mol

B) Glykose 0,25 Mol + 2 S + KNO_3 0,1 Mol.

Nun geht in der Kultur A die Entwickelung des Pilzes in der ersten Zeit merklich rascher vor sich, als in der Kultur B. Am 3., 4. Tag bildet sein Mycel eine dicke, zusammenhängende Scheibe, welche aber in der Kulturflüssigkeit untergetaucht bleibt; mit der Zeit sinkt das Mycel noch tiefer und kommt am Boden des Kolbens zu liegen. Es entstehen in dieser Kultur keine Lufthyphen und die Konidienbildung kommt nicht zustande. Die Kulturflüssigkeit bleibt, wie früher hervorgehoben wurde, völlig farblos und reagiert infolge der Ansammlung der freien NO_3H stark sauer; beim Aufmachen der Kultur verbreitet sich ein nicht unangenehmer Geruch, welcher etwa an den Apfelgeruch erinnert. In der Kultur B wächst zunächst das Mycel etwas langsamer, aber am 4., 5. Tag erscheint es ganz mit Lufthyphen bedeckt; den nächsten Tag kommen zahlreiche, zuerst grüne Konidien zum Vorschein. Zu dieser Zeit reagiert die Nährlösung noch schwach sauer, oder neutral. Mit der Zeit wird die Kulturflüssigkeit immer deutlicher alkalisch, aber trotzdem geht die Konidienbildung gewisse Zeit vor sich und die Konidien nehmen eine gelbliche Färbung an, so daß manchmal solche Kulturen ganz mit gelben Konidien bedeckt erscheinen. Die Kulturflüssigkeit wird gelblich-braun und hat einen unangenehmen „Schimmelgeruch".

Ersetzt man in der Kultur A NH_4NO_3 0,1 Mol durch die entsprechende Menge von NH_4Cl oder $(NH_4)_2SO_4$, so wird dadurch das Verhalten des Pilzes keineswegs verändert: das Mycel bleibt untergetaucht und die Konidienbildung bleibt aus. Dagegen

---

1) 2 S = 2 Salze bedeutet immer KH_2PO_4 0,2 % + $MgSO_4$ 0,05 %.

bilden sich in einer gleichen Lösung aber mit weinsaurem oder äpfelsaurem Ammon als N-Quelle zahlreiche Lufthyphen, die Konidien erscheinen einige Tage später als in der Kultur mit KNO_3 (etwa am 7. oder 8. Tag).

Daraus geht hervor, daß das Ausbleiben der Konidienbildung in den Kulturen mit NH_4NO_3, NH_4Cl und $(NH_4)_2SO_4$ und das reichliche Fruktifizieren in der KNO_3-Kultur unmöglich darauf beruhen können, daß in einem Fall dem Pilz Stickstoff als Ammon, in dem anderen als Nitrat dargeboten wurde; dann müßten auch die Kulturen mit organischen Ammonsalzen steril bleiben.

Der Gedanke liegt nahe, daß die freien Säuren, welche bei der Assimilation von Stickstoff aus den Ammonsalzen sich in den Pilzkulturen ansammeln, die Konidienbildung in den Kulturen mit Ammonsalzen der starken Säuren verhindern. Tanret in seiner oben zitierten Arbeit hat schon auf die Hemmung der Konidienbildung bei *Aspergillus niger* in der „liquide Raulin", welche 0,5 % und mehr NH_4NO_3 oder die entsprechenden Mengen von NH_4Cl oder $(NH_4)_2SO_4$ enthielt, aufmerksam gemacht. Nach ihm kann man die Konidienbildung bei *Aspergillus niger* in solchen Lösungen ganz unterdrücken, wenn man die Kulturen einer erhöhten Temperatur (35—40°) aussetzt und täglich die erschöpfte Nährlösung durch eine neue ersetzt. Das geschieht bei den drei obigen Ammonsalzen, aber nicht bei Ammoniumphosphat, welches nach Tanret: „même à la dose de 2 g (par 100 cc) favorise singulièrement la sporulation; avant la 2ième journée les spores apparaissent etc."

Als Erklärung dieser Wirkung der Ammonsalze gibt Tanret die Ansammlung der entsprechenden Säuren in der Kulturflüssigkeit an. Daß in den Kulturen von *Hypocrea* mit Ammonsalzen die entsprechenden freien Säuren auftreten, haben wir besonders aus dem Verhalten des Pilzes in den Rohrzuckerlösungen gesehen[1]); es ist nun leicht zu zeigen, daß die Hemmung der Konidienbildung von *Hypocrea* in Ammonsalzlösungen auf die Acidität der Nährlösung zurückzuführen ist. Dazu braucht man nur für eine rechtzeitige Neutralisation der entstehenden Säuren in solchen Kulturen zu sorgen und die Konidienbildung wird in ihnen ohne Verzögerung vor sich gehen. Fügt man z. B. zu einer Nährlösung mit NH_4NO_3 oder NH_4Cl vor der Impfung etwas in Überschuß $CaCO_3$, so erscheinen die Konidien reichlich schon am 5.—6. Tag. Durch die

---

1) Siehe S. 603—604.

Einwirkung der Säuren in solchen Nährlösungen wird nicht nur die Konidienbildung verhindert, sondern auch das Wachstum stark beeinträchtigt [1]).

Tabelle 9.

50 ccm 0,25 Mol Glykose in dest. Wasser + 2 S = C.
Dauer 15 Tage. Thermostat 25°.

Nährlösung	Konidien	Trockengewicht	% N im Mycel	Säuregehalt [2]) in ccm von NaOH $^{n}/_{10}$
1. C + NH_4NO_3 0,1 Mol	0	207 mg	7,02 %	19,7 ccm
2. C + „ 0,1 „ + $CaCO_3$	+ 5. Tag	504 „	7,2 „	0
3. C + NH_4Cl 0,1 „	0	241 „	6,7 „	24,0 ccm
4. C + „ 0,1 „ + $CaCO_3$	+ 6. Tag	470 „	7,6 „	0

In den Kulturen ergaben diejenigen mit $CaCO_3$ etwa das doppelte Trockengewicht.

Was die Tatsache betrifft, daß die Fruktifikation des Pilzes durch die Säure stärker beeinträchtigt war als das Wachstum, so gilt es als allgemeine Regel nach Klebs, daß alle giftigen Substanzen, zu denen auch die Säuren gehören, die Fortpflanzung der Pilze bei einer Konzentration schon verhindern, bei der das Wachstum noch möglich ist [3]).

Dieser Unterschied zwischen vegetativem Wachstum und Fortpflanzung bei *Hypocrea* ist besser ausgeprägt, als z. B. bei *Aspergillus niger* in den Versuchen von Tanret. *Hypocrea* wächst auch bei Zimmertemperatur in der Lösung: Glykose 0,25 Mol + 2 S + NH_4NO_3 0,1 Mol oder mit entsprechenden Mengen von NH_4Cl und $(NH_4)_2SO_4$ unbeschränkte Zeit rein vegetativ. Folgende Tabelle zeigt, daß auch keine hohe Konzentration von Ammonsalzen erforderlich ist, um die Konidienbildung zu verhindern.

Man sieht aus der Tab., daß man *Hypocrea* auch mit Ammoniumphosphat in vegetativem Zustand erhalten kann, aber dazu schon eine stärkere Konzentration anwenden muß, als mit den obigen Ammonsalzen. Es sei hier erwähnt, daß auch mit Am. oxalat 0,05 Mol in entsprechender Nährlösung die Konidienbildung von

1) Vgl. bei Nikitinsky. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XL, S. 1.

2) Säuregehalt ist immer in ccm von NaOH $^{n}/_{10}$ angegeben, welche erforderlich waren, um die ganze Menge der Nährlösung zu neutralisieren.

3) Näheres bei Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot., 1900 S. 80.

Hypocrea völlig verhindert wird, während z. B. *Aspergillus niger* in solcher Lösung reichlich fruktifiziert.

Tabelle 10.

25 ccm Glykose 0,25 Mol in dest. Wasser + 2 S = C.
Temperatur 25 °. Dauer 15 Tage.

Nährlösung	Menge von Ammonsalzen		Konidien	Säuregehalt in ccm von NaOH $^{n}/_{10}$
1. C + NH_4NO_3	NH_4NO_3	0,05 Mol	0	8,6 ccm
2. C + „	„	0,025 „	0	5,1 „
3. C + „	„	0,01 „	0	4,8 „
4. C + „	„	0,005 „	+ am 8. Tag	3,2 „
5. C + „	„	0,0025 „	+ am 6. Tag	3,3 „
6. C + „	„	0,001 „	+ am 6. Tag	2,1 „
7. C + NH_4Cl	NH_4Cl	0,05 Mol	0	10,1 ccm
8. C + „	„	0.025 „	0	8,3 „
9. C + „	„	0,01 „	0	5,2 „
10. C + „	„	0,005 „	+ am 6. Tag	3,7 „
11. C + „	„	0,0025 „	+ am 7. Tag	3,5 „
12. C + „	„	0,001 „	+ am 5. Tag	3,1 „
13. C + $(NH_4)_2HPO_4$	$(NH_4)_2HPO_4$	0,1 Mol	0	8,2 ccm
14. C + „	„	0,05 „	+ am 8. Tag	6,2 „
15. C + „	„	0,025 „	+ am 7. Tag	5,1 „

In den oben angeführten Versuchen mit Ammonsalzen von Mineralsäuren wurde durch Zusatz von $CaCO_3$ Konidienbildung veranlaßt, infolge Neutralisation der Säuren. Es fragte sich nun, wie sich in dieser Beziehung ein Mycel verhalten wird, welches unter Einwirkung der Säure in einer Ammonsalzlösung lange rein vegetativ gewachsen war, wenn man die Kulturflüssigkeit neutralisiert. Es wurde zu 2 Kulturen in Nährlösung: Glykose 0,2 Mol + 2 S + NH_4NO_3 0,1, welche schon 36 Tage standen, und deren Mycel am Boden des Kolbens lag, $CaCO_3$-Pulver zugesetzt. Schon am nächsten Tag erhoben sich in beiden Kulturen zahlreiche Lufthyphen aus der Nährlösung und es erschienen die ersten Konidien. Am 2. Tag nach der Neutralisation waren beide Kulturen reichlich mit Konidien bedeckt. 4 Tage nach der Zugabe von $CaCO_3$ wurden in den Kulturen die Trockengewichte bestimmt: eine ergab 364 mg und die andere 427 mg; früher am 15. Tag in derselben Reihe wurde 207 mg und am 10. Tag 179 mg Trockengewicht gefunden.

Aus dem Vergleich dieser Ernten:

Tabelle 11.

Nährlösung 50 ccm Glykose 0,25 Mol in dest. Wasser + 2 S + NH_4NO_3 0,1 Mol.

	Trockengewicht	Säuregehalt in ccm von NaOH $^n/_{10}$
1. am 10. Tag	179 mg	15,7
2. „ 15. „	207 „	19,7
3. „ 40. „ (2 Kulturen	192 u. 201 mg	18,9 u. 19,3
4. „ 40. „ + $CaCO_3$ vom 36. Tag an	384 u. 427 „	

ist ersichtlich, daß das Wachstum des Pilzes in solcher Lösung schon innerhalb etwa der 15 ersten Tage durch die angehäufte Säure zum Stillstand gebracht wurde, obgleich in der Nährlösung noch eine erhebliche Menge der Nährstoffe vorhanden war. Durch Neutralisation werden diese Nährstoffe dem Pilze wieder zugänglich und er fängt an lebhaft zu assimilieren, aber trotzdem geht das Mycel unmittelbar nach der Neutralisation zur Konidienbildung über. Der Gedanke liegt nahe, daß in solchen Kulturen die steigende Menge der Säure die Assimilation der Nährstoffe immer mehr erschwert, sozusagen wie eine Nahrungsentziehung wirkt. Dadurch ist im Mycel die Anlage zur Konidienbildung soweit vorgeschritten, daß ein neuer Nährungszufluß sie nicht mehr verhindern kann. Diese Erklärung findet eine Unterstützung in dem Verhalten des Pilzes bei dem folgenden Versuch. Ein Stück Mycel aus der Kultur: Glykose 0,25 Mol und 2 S + NH_4NO_3 0,1 M, in welcher es 42 Tage rein vegetativ wuchs, wurde nach dem Auswaschen in den Kolben mit Leitungswasser übertragen, ein anderes von derselben Kultur wurde in eine frische Nährlösung: Glykose 0,25 M + 2 S + KNO_3 0,1 Mol übergeführt; beide Mycelstücke waren innerhalb 24 bis 48 Stunden reichlich mit Konidien bedeckt. Das Übertragen ins Wasser bedeutet für ein Mycel, wie es in diesem Versuch verwendet wurde, keineswegs eine Nahrungsentziehung; denn die Säure verhinderte das Mycel schon lange an irgendwelcher Nahrungsaufnahme. Hier wurde vielmehr durch Überführung in Wasser nur die hemmende Wirkung der freien Säure auf die Konidienbildung aufgehoben, was nun sofort das Mycel zum Fruktifizieren veranlaßte. Ebenso fruktifizierte nach der Beseitigung der Säurewirkung auch das zweite Stück Mycel, das in die KNO_3-Lösung gelangte. Hier, wie bei der Neutralisation einer alten

Kultur hat die Zufuhr von neuer Nahrung nicht die Konidienbildung verhindern können. Überführt man ein solches Mycel in eine frische Nährlösung aber mit NH_4NO_3 als N-Quelle, so setzt es darin sein rein vegetatives Wachstum fort.

Beim Vergleich der Acidität der Kulturen, welche verschiedene Mengen der Glykose enthielten, konnte man wahrnehmen, daß die Menge der Säure in der Kultur mit der Verringerung der Glykosekonzentration abnimmt. Es war zu erwarten, daß bei gewisser Konzentration der Glykose schließlich so wenig Säure gebildet wird, daß die Konidienbildung noch möglich wäre. Aus folgender Tabelle kann man ersehen, daß das bei einer Konzentration von Glykose geschieht, bei welcher schon das Wachstum ziemlich schwach vor sich geht.

Tabelle 12.

50 ccm dest. Wasser 2 S + NH_4NO_3 0,01 Mol = d. Temperatur 25°. Dauer 9 Tage.

Nährlösung	Prozent der Glykose	Konidien	Trockengewicht in mg	Säuregehalt in ccm von NaOH $^n/_{10}$
1. d + Glykose	3	0	152	14,1
2. d + „	2	0	140	13,3
3. d + „	**1**	**0**	**76**	**9,1**
4. d + „	**0,5**	+ **6.** Tag	**31**	**5,4**
5. d + „	0,2	+ 4. „	19	3,1
6. d + „	0,1	+ 4. „	11	2,2

Es wurde in einer Kultur Rohrzucker 2,85 % + 2 S + NH_4NO_3 0,05 Mol bei Zimmertemperatur eine reichliche Konidienbildung beobachtet, erst später sank das Mycel in die Nährlösung herab, so wie das in den Glykosekulturen zu geschehen pflegt. Dieser Unterschied in dem Verhalten des Pilzes kann in folgender Weise erklärt werden: früher sahen wir, daß infolge Mangels eines invertierenden Enzymes bei *Hypocrea*, Rohrzucker ausschließlich durch die freiwerdende Säure hydrolysiert wird. Da nun die erste Zeit in der Kultur nur eine sehr kleine Menge der Säure vorhanden sein kann, so muß die Hydrolyse der Saccharose zuerst sehr langsam vor sich gehen, so daß der Pilz die ersten Tage in solcher Rohrzuckerlösung eigentlich wie in einer verdünnten Glykose + Lävuloselösung wachsen muß, und soeben wurde gezeigt, daß in einer verdünnten Glykoselösung *Hypocrea* reichlich fruktifizierte. Es wäre auch möglich, daß das abweichende Verhalten des Pilzes in der Saccharoselösung durch die Gegenwart von Lävulose im Invertzucker bedingt wäre. Um

die Frage zu entscheiden, wurden zwei gleiche Kulturen mit Glykose und Lävulose angestellt:

In der ersten Zeit war der Unterschied zwischen beiden Kulturen ziemlich merklich: die Lävulose-Kultur war dicht mit Lufthyphen bedeckt, die Konidien waren, obgleich spärlich, vorhanden: in der anderen blieb das Mycel wie gewöhnlich untergetaucht und steril.

Temperatur 25°. Dauer 36 Tage.

25 ccm Nährlösung	Konidien	Trockengewicht	N im Mycel	Säuregehalt von NaOH $^n/_{10}$
1. Glykose 0,25 Mol + 2 S + NH_4Cl 0,05 Mol	0	96 mg	5,6 %	8,1 ccm
2. Lävulose 0,25 „ + 2 S + „ 0,05 „	+ spärlich	150 „	5 „	7,3 „

Der Säuregehalt beider Kulturen war nur unwesentlich verschieden, aber das Trockengewicht war in der Lävulosekultur etwa $1^1/_2$ mal so groß wie in der Glykosekultur. Es ist von vornherein klar, daß mit der N-Assimilation aus dem Ammonsalz die Menge der Säure in der Kultur ganz regelmäßig zunehmen muß. In der Kultur, wo mehr N assimiliert wurde, sollte man erwarten, auch mehr Säure in der Nährlösung zu finden, und das war der Fall in allen früher angeführten Kulturen mit Glykose. Hier aber, obwohl sich in der Lävulosekultur ein bedeutend größeres Mycel entwickelt hatte und dementsprechend eine größere Menge von N assimiliert worden war, zeigte sich ihr Säuregehalt sogar etwas kleiner als in der Glykosekultur. Das deutet darauf hin, daß in solchen Kulturen außer den Mineralsäuren aus den Ammonsalzen noch andere Säuren sich bilden, und zwar wahrscheinlich sind es die organischen Säuren, welche bei der Verarbeitung der C-Quelle in den Kulturen entstehen[1]). Wie die Acidität der Lävulosekultur zeigt, scheint bei der Verarbeitung der Lävulose der Säuregehalt weniger zuzunehmen als bei der Verarbeitung der Glykose.

Diese Verhältnisse treten noch deutlicher in einer größeren Lävulosekultur hervor im Vergleich mit einer schon früher angeführten Kultur mit der Glykose.

1) Oxalsäure ließ sich nicht in den Kulturen von *Hypocrea* mit Ammonsalzen als N-Quelle feststellen.

Temperatur 25°. Dauer der ersten Kultur 18 Tage, der zweiten Kultur 15 Tage.

50 ccm Nährlösung	Konidien	Trockengewicht	N im Mycel	Säuregehalt von NaOH n/10
1. Lävulose 7 % + 2 S + NH_3NO_3 0,1 Mol	+ wenig	364 mg	6,1 %	15,7 ccm
2. Glykose 4,5 % + 2 S + „ 0,1 „	0	207 „	7 „	19,7 „

Die Glykosekultur bei kleinerem Trockengewicht hat mehr Säure geliefert als die Lävulosekultur.

Es ist interessant, unsere Beobachtungen über das Verhalten von *Hypocrea* in den Kulturen mit Lävulose, mit denjenigen zu vergleichen, welche Raciborsky[1]) in den Kulturen von *Basidiobolus ranarum* mit dieser Monose gemacht hat. In dieser Arbeit berichtet der Verfasser u. a. über eine eigentümliche Bildung von *Basidiobolus*, welche er als „Palmellastadium" bezeichnet. Die Palmellabildung war nach Raciborsky nur in den Kulturen mit Ammoniak und Aminen als chlorsauren, schwefelsauren und salpetersauren Salzen zu beobachten, dagegen bei phosphorsaurem Ammon trat sie gar nicht und bei Ammonsulfit nur spärlich hervor. Bei der Besprechung der C-Quelle bemerkt der Verfasser: „am besten geht die Palmellabildung bei Glykose, Maltose usw." und weiter: „Die Lävulose ruft auch obwohl nur spärlich Palmellagruppen hervor". Da nach den Angaben von Raciborsky das Palmellastadium nur bei Ammonsalzen der starken Säuren auftritt, so kann es jetzt kaum einem Zweifel unterliegen, daß diese Erscheinung durch die Einwirkung der starken Säuren hervorgerufen wurde. Zur Zeit als die Arbeit erschien, war die Tatsache, daß in den Pilzkulturen mit Ammonsalzen als N-Quelle sich die entsprechenden freien Säuren ansammeln, noch unbekannt, und Raciborsky nimmt an, daß die Palmellabildung durch die Darbietung von N in Form von Ammon oder Amin begünstigt wird. Aber er bemerkt selbst, daß diese Annahme im Widerspruch zu dem Verhalten des Pilzes in Gegenwart von Ammoniumphosphat steht. Also hier, wie im Fall von *Hypocrea* läßt sich eine gewisse Abschwächung der Wirkung der Säuren in den Kulturen mit Ammonsalzen der starken Säuren als N-Quelle bei Anwendung der Lävulose als C-Quelle beobachten.

Mit Galaktose, Mannit, Glyzerin in Gegenwart von Ammonsalzen der Mineralsäuren verhält sich *Hypocrea* in bezug auf die

1) Raciborsky, Flora, Bd. 82, 1896, S. 107.

Konidienbildung und das Wachstum genau so wie in den Glykoselösungen; die zahlenmäßigen Ergebnisse dieser Kulturen werden im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Kulturen mit KNO_3 und KNO_2 als N-Quelle angegeben.

Wir gehen jetzt zu der näheren Betrachtung der Bedingungen des Wachstums und der Konidienbildung von *Hypocrea* mit Nitraten und Nitriten als N-Quelle über. In einer Kultur von *Hypocrea* mit KNO_3 läßt sich schon am 3. Tag Nitrit-Reaktion (Jodkalium) wahrnehmen. *Hypocrea rufa* reduziert also das Nitrat zu dem Nitrit. Laurent[1]) wies schon darauf hin, daß manche Pilze diese Reduktion ausführen, während bei anderen in Nitrat-Lösungen keine Reduktion stattfindet. Bei den Bakterien dagegen ist die Fähigkeit, Nitrate zu Nitriten zu reduzieren, weit verbreitet[2]). Die Nitrite gehören zu den giftig wirkenden Substanzen; Loew und Bokorny[3]) haben darauf hingewiesen, daß nicht die Nitrite selbst, sondern besonders die salpetrige Säure eine schädliche Wirkung auf die Organismen ausübt. NO_2H wird aber wie eine schwache Säure schon durch die organischen Säuren, welche stärker als CO_3H_2 sind, frei gemacht. Infolgedessen sind die Nitrite besonders bei saurer Reaktion schädlich, werden dagegen von vielen Organismen bei neutraler und alkalischer Reaktion ohne Schädigung ertragen.

Bei starken „Säurebildnern" (wie z. B. *Aspergillus niger*[4]) bleibt die Reaktion der Nährlösung mit KNO_3 infolge der Ansammlung der Oxalsäure immer sauer. Nikitinsky[5]) hat eine so starke Ansäuerung der Kulturen von *Aspergillus niger* mit K-Nitrat beobachtet, daß sie neutralisiert werden mußten, um die besseren Ernten zu liefern. Obgleich in Nitrat-Kulturen von *Hypocrea* sich immer das Vorhandensein von Oxalsäure feststellen ließ, reichte jedoch ihre Menge nicht aus, um die saure Reaktion in der Kultur zu erhalten, und dieselbe nahm allmählich infolge der Wegnahme von NO_3 aus dem Nitrat alkalische Reaktion an. In den mit Lackmus gefärbten Nitrat-Kulturen konnte man gut verfolgen, daß das lebhafte Wachstum und die Konidienbildung dann zu beginnen pflegen, wenn die saure Reaktion (KH_2PO_4 in der Nährlösung) in die neutrale übergeht.

---

1) Annales de l'institut Pasteur, 1889, S. 362.

2) Vgl. Czapek, Biochemie der Pflanzen, II, S. 110.

3) Bot. Zeitg., 1887, S. 885.

4) Vgl. Wehmer, Bot. Zeitg., 1891, S. 231.

5) Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XL, S. 1.

Von dem Moment an scheint der Pilz kaum durch das Vorhandensein des Nitrits beeinträchtigt zu sein, während eine gewisse Verlangsamung des Wachtums die ersten Tage nach der Impfung wohl auf die schädliche Wirkung des Nitrits zurückzuführen ist.

Es fragte sich nun, ob *Hypocrea* unter solchen Umständen nicht mit einem Nitrit als einzige N-Quelle gedeihen konnte. Um diese Frage zu beantworten, wurden zunächst 2 Kulturen mit verschiedenen Mengen von KNO_2 angestellt:

Temperatur 25°. Dauer 17 Tage.

25 ccm Nährlösung	Konidien	Trockengewicht	Reaktion
1. Glykose 0,25 Mol + 2 S + KNO_2 0,05 Mol	0	139 mg	alk.
2. „ 0,25 „ + KNO_2 0,1 Mol	0	157 „	alk.

Beide Kulturen wiesen besonders die erste Zeit ein ziemlich verlangsamtes Wachstum auf; erst etwa vom 8. Tag an begann der Pilz sich besser zu entwickeln, zu welcher Zeit die Nährlösung neutral reagierte. Eine deutliche alkalische Reaktion ist etwa am 12. Tag eingetreten. Auffällig war aber, daß die Konidienbildung völlig ausblieb; dem Aussehen nach waren diese Kulturen den Ammonsalz-Kulturen ganz gleich: ihr Mycel war untergetaucht und steril.

Noch besser gedieh der Pilz mit Nitrit in Gegenwart von Lävulose; ich gebe in dieser und folgender Tabelle neben den Ergebnissen mit Nitrit auch diejenige mit Nitrat und Ammonsalzen an.

Tabelle 13.

50 ccm dest. Wasser Lävulose 7 % + 2 S = f. Temperatur 25°. Dauer 36 Tage.

Nährlösung	N-Quelle	Trockengewicht	% N im Mycel	Konidien
1. f +	NH_4Cl 0,05 Mol	364 mg	5 %	+ wenig
2. f +	KNO_3 0,05 „	718 „	5 „	+ sehr reichl.
3. f +	KNO_2 0,05 „	681 „	5,3 „	+ wenig

Man konnte nun nach diesen Versuchen annehmen, daß *Hypocrea rufa* mit den Nitriten als N-Quelle ziemlich gut gedeiht, obgleich, wie die Hemmung der Konidienbildung besonders in Gegenwart von Glykose hinweist, das Nitrit doch eine schädliche Wirkung dabei ausübt. Es würde schon darauf hingewiesen, daß es Pilze

gibt, welche Nitrite als N-Quelle verarbeiten können. So beobachteten Omeliansky und Winogradsky[1]) einen Schimmelpilz, welcher mit $NaNO_2$ „reichliches Wachstum zeigte".

Weiter behauptet Treboux[2]), daß bei seinen Versuchen die Nitrite im Vergleiche zu den Nitraten denselben oder besseren Nährwert für die Pilze zeigten, falls nur die Reaktion der Nährlösung eine alkalische war. Dann hat Raciborsky[3]) eine Cylindrotrichium-Art aufgefunden, welche sogar eine größere Ernte mit $NaNO_2$ als in den entsprechenden Kulturen mit $NaNO_3$ und $(NH_2)_2SO_4$ lieferte; dabei ist die Reaktion der Kulturlösung mit $NaNO_3$ und $NaNO_2$ deutlich alkalisch geworden. Raciborsky hat auch für *Aspergillus niger* mit dem Nitrit positive Resultate erzielt; nur mußte dazu die Nährlösung durch die Zugabe von Na_2CO_3, $NaHCO_3$ oder MgO neutralisiert werden. Sonst gedeiht *Asp. niger* als ein starker Säurebildner mit den Nitriten gar nicht.

Tabelle 15.

25 ccm KH_2PO_4 0,2 % + MgSO 0,05 %. Temperatur 25 °.

C-Quelle		N-Quelle		Dauer	Trocken-gew. d. Myc.	% N i. Mycel	Konidienbildung	Reaktion Säuregehalt v. NaOH $^n/_{10}$
1. Glykose	0,25 Mol	NH_4Cl	0,05 Mol	36 Tg.	96 mg	5,6 %	0	sauer 8,1
2. "	0,25 "	KNO_3	0,05 "	36 "	149 "	4,7 "	+	alk.
3. "	0,25 "	KNO_2	0,05 "	36 "	131 "	4,1 "	0	alk.
4. Lävulose	0,25 "	NH_4Cl	0,05 "	36 "	150 "	5 "	+ wenig	7,3 ccm
5. "	0,25 "	KNO_3	0,05 "	36 "	194 "	5 "	+	alk.
6. "	0,25 "	KNO_2	0,05 "	36 "	230 "	5,3 "	+ wenig	alk.
7. Galaktose	0,25 "	NH_4Cl	0,05 "	27 "	100 "	5,7 "	0	7,1 ccm
8. "	0,25 "	KNO_3	0,05 "	27 "	285 "	3,4 "	+	alk.
9. "	0,25 "	KNO_2	0,05 "	27 "	175 "	3,6 "	0	alk.
10. Mannit	0,25 "	NH_4Cl	0,05 "	34 "	77 "	nicht best.	0	6,7 ccm
11. "	0,25 "	KNO_3	0,05 "	34 "	150 "	—	+	alk.
12. "	0,25 "	KNO_2	0,05 "	34 "	127 "	—	0	alk.
13. Glyzerin	5 %	NH_4Cl	0,05 "	30 "	79 "	6 %	0	5,8 ccm
14. "	5 "	KNO_3	0,05 "	30 "	430 "	3,3 "	+	alk.
15. "	5 "	KNO_2	0,05 "	30 "	132 "	4,2 "	0	alk.
16. Maltose	0,25 Mol	NH_4NO_3	0,1 "	17 "	36 "	nicht best.	+	3,2 ccm
17. "	0,25 "	KNO_3	0,1 "	17 "	46 "	" "	+	neutral

1) Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., 1899, S. 341.

2) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, S. 570.

3) Bull. de l'acad. des sciences de Cracovie. Cl. des sciences nat. et. mat. 1906, S. 733.

Die vorstehende Tabelle gibt einen Überblick der Ergebnisse mit Ammonsalzen der starken Mineralsäuren, KNO_3 und KNO_2 als N-Quellen und Glykose, Galaktose, Lävulose, Mannit, Glyzerin und Maltose als C-Quelle.

Wir ersehen aus der Tabelle, daß mit allen geprüften C-Quellen bei Nitrat oder Nitrit die Ernten bedeutend besser ausfallen als bei Ammonsalz. Aber das bedeutet keineswegs, daß die Nitrate oder Nitrite eine bessere N-Quelle für *Hypocrea* darstellen, als die Ammonsalze; denn in den Kulturen, in welchen die entstehenden Säuren durch $CaCO_3$ neutralisiert werden, fällt das Trockengewicht höher aus mit den Ammonsalzen der starken Säuren als mit den Nitraten. Es ist auch der Fall, wenn als N-Quelle das Ammonsalz einer schwachen Säure dargeboten wird (z. B. Amm. phosphat oder Am. tartrat).

Das höhere Erntegewicht in den Kulturen mit Nitraten oder Nitriten an Stelle der Ammonsalze der starken Säuren weist darauf hin, daß bei den ersten der Pilz die Reaktion der Nährlösung besser zu regulieren vermag, als bei den letzteren, und in der Tat geht in den Kulturen mit Ammonsalzen die Änderung der Nährlösung nur in einer Richtung vor sich — sie werden immer mehr sauer. Bei der Verarbeitung der C-Quelle entstehen org. Säuren und bei dem Entnehmen des Ammons aus dem Salz wird die Mineralsäure frei. In den Kulturen mit Nitraten oder Nitriten, wo durch die N-Assimilation die Base befreit wird, finden also entgegengesetzte Vorgänge statt. Erstens ließ sich, wie erwähnt, in allen Kulturen von *Hypocrea* mit KNO_3 und KNO_2 die Oxalsäure[1]) wahrnehmen: ein Teil der befreiten Alkali wurde also dadurch gebunden, und zweitens wird in einer Pilzkultur, wo durch die Atmung immer CO_2 gebildet wird, die befreite Base sich nicht ansammeln können, da sie sofort in ein entsprechendes Carbonat übergeführt wird, und die schädliche Wirkung der Alkalicarbonate gegenüber der Wirkung der Laugen nur unbedeutend ist[2]).

Also hat der Pilz in den Nitrat- (und auch Nitrit-) Kulturen mehr Möglichkeiten die schädlichen Änderungen der Nährlösung zu regulieren, als in den Ammonsalzkulturen, was hauptsächlich bei der Beurteilung der Ernten berücksichtigt werden muß.

---

1) Vgl. Wehmer, Bot. Zeitg., 1891, S. 231.

2) Loew, System der Giftwirk., S. 34.

Dagegen wurde der Prozentgehalt des Mycels an Stickstoff immer bei Ammonsalzen höher gefunden als mit Nitrat oder Nitrit. Wie die Kultur N 16 zeigt, wird die Maltose nur schwach verarbeitet, dementsprechend sammelt sich in der Kultur nur wenig Säure an und die Konidienbildung wird nicht verhindert.

Bei allen C-Quellen außer Lävulose bleibt in Gegenwart von KNO_2 die Konidienbildung aus. (Thermostat. 25 ° im Dunkeln). Im Licht bilden merkwürdigerweise die Nitrit-Kulturen reichlich Konidien.

Bei *Hypocrea*[1]) wie bei der Mehrzahl der Schimmelpilze[2]) geht die Konidienbildung im Dunkeln und im Hellen vor sich, und es läßt sich kein spezifischer Einfluß des Lichtes auf die Fruktifikation wahrnehmen. Da die schädliche Wirkung von KNO_2 auf der Acidität der Nährlösung beruht, wodurch NO_2H frei gemacht wird, so liegt der Gedanke nahe, daß die hemmende Wirkung des Nitrits deshalb durch das Licht abgeschwächt wird, weil sich im Hellen weniger org. Säuren bilden als im Dunkeln. Eine solche Einwirkung des Lichtes auf die org. Säuren wurde schon vielfach beobachtet, und gerade in *Hypocrea*-Kulturen hat Milburn im Licht weniger Säure gefunden als im Dunkeln (Tab. 12 in der zit. Arbeit). Es ist nun interessant, daß nur bei Lävulose, bei welcher, wie wir sahen, auch mit Ammonsalzen verhältnismäßig wenig Säuren gebildet werden, sich auch im Dunkeln in Nitritkultureu die Konidien bilden, was darauf hindeutet, daß auch bei diesen Bedingungen weniger Säure gebildet wird, als bei den anderen C-Quellen.

a) Andere Nitrate.

Es wurden auch $NaNO_3$, $LiNO_3$, $RbNO_3$, $CsNO_3$ und $Ca(NO_3)_2$ als N-Quelle geprüft. Die Zusammensetzung der Nährlösung war folgende: Glyk. 0,25 Mol + 2 S + 0,05 Mol und 0,025 Mol von obigen Nitraten. Die Kulturen mit $NaNO_3$ ließen sich kaum von denjenigen mit KNO_3 unterscheiden, sie waren auch ziemlich mit gelben Konidien bedeckt. Die Li-Kulturen waren dadurch ausgezeichnet, daß sie sehr dicht mit hohen Lufthyphen bedeckt waren, die Konidienbildung war hier ziemlich spärlich, und die Konidien waren nicht so rein gelb wie in den $RbNO_3$-Kulturen, wo die intensivste gelbe Färbung der Konidien, welche ich bei diesen Versuchen

---

1) Vgl. bei Milburn, Centralbl. d. Bact., 1904, II, Abt. 13, S. 129.

2) Siehe bei Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, S. 141.

beobachtete, zu sehen war. $CsNO_3$-Kulturen sind beide ganz steril geblieben. Die hemmende Wirkung der Cs-Salze auf die Konidienbildung der Pilze ist schon bekannt (Lafar, Mykologie, I. S. 386). Bedeutend spärlicher als z. B. mit KNO_3 war die Konidienbildung in den Kulturen mit $Ca(NO_3)_2$.

b) Zwei N-Quellen in der Nährlösung.

Schon das Verhalten von *Hypocrea* in der Nährlösung mit NH_4NO_3, welches ähnlich wirkt wie NH_4Cl, deutet darauf hin, daß durch den Pilz vorwiegend das Ammon verbraucht wird, wenn ihm N als Ammon und Nitrat dargeboten wird. In den Kulturen, in welchen sich zusammen z. B. NH_4Cl und KNO_3 befinden, geht die Entwickelung des Pilzes so vor sich, als ob NH_4Cl allein da wäre. Die Nährlösung wird stark sauer, das Mycel bleibt untergetaucht und steril. Augenscheinlich wird das KNO_3 nicht angegriffen, was auch daraus hervorgeht, daß die charakteristische Nitritreaktion fehlte. In solchen Kulturen, zu denen NH_4Cl und Nitrit (KNO_2) zugesetzt wurden, findet äußerst kümmerliche Entwicklung statt.

Wird dem Pilze gleichzeitig ein organ. Ammonsalz und ein Ammonsalz von einer starken Mineralsäure zur Verfügung gestellt, so geht die Entwicklung so vor sich, als ob in der Nährlösung nur das organische Ammonsalz vorhanden wäre[1]). Die Kultur: Glyk. 0,25 + 2 S + NH_4Cl 0,05 Mol + Ammon. tartr. 0,5 % bildete Lufthyphen und Konidien genau so, wie das in den Kulturen mit Ammon. tartr. als einziger N-Quelle der Fall ist. Noch besser läßt sich das in der Kultur mit Rohrzucker als C-Quelle zeigen. Folgende Zusammenstellung der Trockengewichte zeigt uns deutlich, wie gut das Wachstum des Pilzes mit Saccharose und NH_4NO_3 vor sich geht und welche vorzügliche N-Quelle bei geeigneten Bedingungen das Ammonium tartr. für den Pilz darstellt.

	50 ccm Nährlösung					Trockengew.
1.	Rohrzucker	0,25 Mol	+ 2 S +	NH_4NO_3	0,1 Mol	318 mg
2.	Glykose	0,25 „	+ 2 S +	„	0,1 „	207 „
3.	Glykose	0,25 „	+ 2 S +	Am. tartr.	0,1 „	643 „

Fügt man nun etwas Ammon. tartr. (0,5 %) zu einer Nährlösung wie N 1, so wird dadurch das Wachstum so stark herab-

1) Vgl. bei Nikitinsky, Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XL, S. 1.

gesetzt, daß das Trockengewicht gerade unwägbar wird (es entwickelt sich in einer solchen Kultur eine dünne Myceldecke, welche rasch zur Konidienbildung übergeht, wie man das oft in den Nährsalzlösungen ohne C-Quelle beobachtet). Rohrzucker in der Kultur wird nicht invertiert. Es erklärt sich dieses Verhalten daraus, daß in Gegenwart von weinsaurem Ammon die Ansammlung der freien Salpetersäure nicht stattfinden kann und infolgedessen bleibt der Rohrzucker dem Pilze unzugänglich. Er verarbeitet jetzt ausschließlich das weinsaure Ammon (als N-Quelle), welches, wie man zu sagen pflegt, NH_4NO_3 schützt. Der Mechanismus dieses Schutzes besteht hier offenbar darin, daß aus dem System der Ionen, welche sich in der Nährlösung im Gleichgewicht mit den NH_4-Ionen befinden, durch das Entnehmen der Kations-NH_4 nicht das Anion der starken Salpetersäure, sondern das der schwachen Weinsäure frei gemacht wird.

Kap. 5. Das Verhalten in N-freien resp. N-armen Nährlösungen.

Bei den Untersuchungen über die Farbstoffbildung durch *Hypocrea* habe ich oft ein auffallend üppiges Wachstum des Pilzes in den Nährlösungen, zu denen keine N-Verbindungen zugefügt wurden, beobachten können; in einigen solchen Kulturen wurde ihr Stickstoffgehalt bestimmt. Es ließ sich dabei eine kleine Zunahme im Vergleich mit dem ursprünglichen Stickstoffgehalt wahrnehmen:

	Glykose	N-Gewinn
1.[1]) Kultur in 50 ccm dest. Wass. (Alter 23 Tage) + 2 S	1,5 %	1,05 mg
2. „ „ 50 „ „ „ („ 28 „) + 2 S	5 „	2,45 „
3. „ „ 200 „ „ „ + 2 S	2 „	4,55 „

Es gibt bekanntlich unter den Bakterien einige Formen, welche den elementaren Stickstoff der Luft zu verarbeiten vermögen; solche Fähigkeit wird auch manchen Pilzen zugesprochen[2]). Ich verweise auf die eingehende Behandlung der Frage über die Assimilation des freien Stickstoffs durch die Pilze in den Arbeiten von Ternetz und Fröhlich. In der letzteren findet man auch eine ausführliche Zusammenstellung der älteren und neueren Angaben. Ich möchte mich hier hauptsächlich auf die kurze Besprechung meiner

1) 2 S = KH_2PO_4 0,2 % + $MgSO_4$ 0,05 %.

2) Berthelot, Comptes rendus de l'acad. 1893, S. 842; Puriewitsch, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1895, S. 342; Saida, ebd., 1901, S. 107; Ternetz, ebd., 1904, Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, S. 353; Froehlich, ebd., 1908, S. 256.

Beobachtungen in N-armen Kulturen von *Hypocrea* beschränken; es sei nur hervorgehoben, daß bisher noch kein Pilz bekannt geworden ist, welcher annähernd so energisch wie die stickstoffbindenden Bakterien den Stickstoff der Luft zu verarbeiten vermag. Bei den Pilzen handelt es sich immer um Stickstoffgewinne von einigen Milligramm. Die größten N-Gewinne bei den Pilzen beobachtete Frl. Ternetz bei 2 (vorläufigen) *Phoma*-Arten: *Phoma radicis Oxycocci* zeigte N-Gewinn von 15,3 mg und *Phoma radicis Vaccinii* = 15,65 mg (beide auf 100 ccm 7 %iger Dextroselösung). Dabei wurde die Kulturflüssigkeit bedeutend reicher an N gefunden als das Mycel: bei ersterem Pilz N-Geh. des Mycels = 1,26 mg (1,45 % der Trockensubstanz) und bei dem zweiten = 0,49 mg (2,27 % der Trockensubst.), während die Kulturflüssigkeit 14,6 mg resp. 15,72 mg Stickstoff enthielt[1]). (Die Kulturen wurden mit der durch NaOH und SO_4H_4 von N-Verbindungen gereinigten Luft durchlüftet.)

Die Kulturen, welche entscheiden sollten, ob wirklich *Hypocrea rufa* den elementaren Stickstoff zu assimilieren fähig ist, wurden in einen vor N-Verbindungen geschützten Raum gebracht. Es war eine Glasglocke, in welche die Luft durch eine mit Bimstein gefüllte U-Röhre mit NaOH und 2 solche U-Röhren mit SO_4H_2 gelangte, indem sie mit der Wasserpumpe durch die Glocke langsam durchgezogen wurde. Die N-Bestimmung wurde nach Kjeldalhscher Methode ausgeführt; N-Gehalt der Kulturflüssigkeit wurde in der ganzen Menge der Nährlösung bestimmt. Als Kontrollversuch diente eine Kultur, welche vor dem Sterilisieren geimpft wurde, und dann so lange wie die anderen unter den gleichen Bedingungen stand.

In nebenstehender Tabelle sind die Ergebnisse der Kulturen, welche unter der Glocke stehen gelassen wurden, mit den Ergebnissen der freistehenden Kulturen zusammengestellt. In der letzten Säule wird als ökonomischer Koeffizient das abgerundete Verhältnis von dem Myceltrockengewicht zu dem Gewicht der Glykose, welche dem Pilz in der Nährlösung zur Verfügung stand, angegeben.

Die Kulturen bis N 3 zeigen also, daß auch unter Bedingungen, bei welchen keine N-Verbindungen zu dem Pilz gelangen konnten, eine kleine Zunahme von Stickstoff in den *Hypocrea*-Kulturen stattfindet. Ich suchte weiter festzustellen, ob durch die Zugabe von kleinen Mengen der N-Verbindungen der N-Gewinn nicht erhöht

1) Frl. Ternetz erklärt dieses Mißverhältnis dadurch, daß die stickstoffreichen Pyknosporen das Filter passieren.

werden kann. Gleichzeitig wurden auch Versuche mit K-Humat angestellt. Nach Krzemieniewsky[1]) sollen die Humusstoffe eine auffallend begünstigende Wirkung auf die N-Assimilation durch *Azotobakter chroococcum* (Beij.) ausüben, das für meine Versuche gebrauchte K-Humat wurde nach den Angaben von Krzemieniewsky aus der Gartenerde dargestellt.

Tabelle I.

Unter der Glocke in der von N-Verb. befreiten Luft	Trockengewicht mg	N im Mycel gef. mg	N im Mycel %	N in Nährlös. gefund. mg	N-Gewinn[2]) mg	Ök.-Koeff.
1. Kultur in 100 ccm dest. Wasser . . Glykose 4 % + 2 S. Alter 32 Tage	67,6	1,5	2,2	1,8	2,62	1/59
2. Kultur in 200 ccm dest. Wasser . . Glykose 4 % + 2 S. Alter 32 Tage	101	2,1	2,08	2,75	3,49	1/79
3. Kultur in 200 ccm dest. Wasser . . Glykose 4 % + 2 S. Alter 32 Tage	197	4,08	2,06	1,25	3,97	1/46
4. Kontrollversuch 100 ccm dest. Wass. Glykose 4 % + 2 S. Dauer 32 Tage	—	—	—	0,68		
Dunkelzimmer						
5. Kontrollversuch 100 ccm dest. Wass. Glykose 4 % + 2 S. Dauer 32 Tage	—	—	—	0,68		
6. Kultur in 100 ccm dest. Wasser . . Glykose 4 % + 2 S. Alter 32 Tage	90,8	2,04	2,24	1,7	3,06	1/44
7. Kultur in 200 ccm dest. Wasser . . Glykose 4 % + 2 S. Alter 32 Tage	130	3,74	2,8	4,08	6,46	1/61

In umstehender Tabelle sind die Ergebnisse der Kulturen mit verschiedenen Mengen von K-Humat mit den Ergebnissen der Kulturen, zu welchen eine gleiche Menge von Stickstoff wie in K-Humat, in Form von NH_4NO_3 zugefügt wurde, zusammengestellt.

Aus der Tabelle sieht man, daß in Gegenwart von K-Humat keine merkliche Steigerung des N-Gewinnes stattfindet; dagegen nimmt das Trockengewicht ziemlich regelmäßig mit der Steigerung des K-Humats zu, und es ist sehr wahrscheinlich, daß der Pilz

1) Bulletin de l'acad. des Sciences de Cracovie, 1908, S. 929.

2) Die beiden Kontrollversuche haben übereinstimmende Resultate ergeben; bei der Berechnung des N-Gewinnes in 200 ccm großen Kulturen wurde das Doppelte von dem N-Gehalt eines Kontrollversuches abgezogen.

Tabelle II.

100 ccm dest. Wasser 4 % Glykose + 2 S = C. Alter 45 Tage. Temperatur 20°.

	Menge des zugefügt. N mg	Trockengewicht mg	N i. Mycel gefunden mg	N im Mycel %	N i. d. Lös. gefunden mg	N-Gewinn[1] mg	Ök.-Koeff.
1. C + K-Humat 5 ccm	1,78	62	1,7	2,9	4,08	3,15	1/80
2. C + „ 10 „	3,56	80,4	1,78	2,21	5,78	3,65	1/12
3. C + „ 15 „	5,34	106	2,04	1,92	7,82	3,67	1/47
4. C + „ 20 „	7,12	102	2,38	2,33	10,2	4,61	1/49
5. C + „ 25 „	8,90	135	2,38	1,79	11,58	4,01	1/37
6. C + NH_4NO_3 5 ccm Wasser	1,78	140	2.9	2,07	2.05	2,77	1/35
7. C + „ 10 „ „	3,56	195	4,36	2,22	2,5	2,45	1/25
8. C + „ 15 „ „	5,34	271	5,08	2,1	3,2	2,81	1/18
9. C + „ 20 „ „	7,12	331	6,91	2,08	3,9	2,82	1/15
10. C + „ 25 „ „	8,90	353	8,71	2,1	4,02	3,06	1/14
Kontrollvers. C-Lösung (vor dem Sterilisieren geimpft)	—	—	—	—	0,85	—	—

einen kleinen Teil vom Stickstoff des K-Humats assimiliert[2]). Auch in Gegenwart von NH_4NO_3 geht die Anreicherung an Stickstoff ebenso schwach, wie in den N-freien Kulturen, vor sich; und es ist merkwürdig, daß der Prozentgehalt an Stickstoff im Mycel bei verschiedenen Mengen von NH_4NO_3 wesentlich derselbe bleibt und sich kaum von dem N-Gehalt der N-freien Kulturen unterscheidet. Er liegt weit unter dem normalen N-Gehalt des Mycels in den Kulturen mit einer genügenden N-Nahrung; als mittlerer Wert für N-Gehalt des Mycels hat sich 6,64 % bei den Ammonsalzen als N-Quelle, 4,76 % bei dem K-Nitrit und 4,3 % bei dem K-Nitrat ergeben. Man sieht weiter aus den ök. Koeffizienten in beiden Tabellen, wie wenig von der Glykose in N-freien Kulturen zum Aufbau der Trockensubstanz gebraucht wird (im besten Fall $^1/_{44}$) und wie rasch durch die kleine Gabe von N-Nahrung dieser Koeffizient verbessert werden kann. Berechnet man solche Koeffizienten für die Kulturen mit einer genügenden Menge von Stickstoffverbindungen, so sieht man, wie außerordentlich wenig in „N-freien“

1) Nach der Abziehung der Menge von zugefügtem N und von N im Kontrollversuch.

2) Vgl. darüber Reinitzer, Bot. Zeitg., 1900, S. 359 und Nikitinsky, Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, S. 365.

Lösungen von der Glykose durch den Pilz assimiliert worden ist. Denn z. B. ein solcher Koeffizient bei $(NH_4)_2HPO_4$ war etwa $^1/_5$ gleich und bei Ammontartrat als N-Quelle sogar = $^1/_3$. Der Pilz hat also rund 10—25 mal mehr Glykose assimiliert, falls ihm eine gute N-Quelle zur Verfügung stand.

Vergleicht man die Mengen von zugefügtem Stickstoff als NH_4NO_3 in den Kulturen Nr. 6—10 der letzten Tabelle mit den Mengen Stickstoff, welche in dem Mycel aufgefunden wurden, so sieht man, daß die beiden Vertikalreihen der Tabelle (besonders Nr. 8 — 10) so gut übereinstimmen, daß man wohl annehmen darf, daß der Pilz die ganze Menge des dargebotenen Stickstoffs aufgenommen und behalten hat. Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß die Pflanzen, überhaupt bei Mangel an N, ihren Stickstoff festhalten. Daher kommt es mir vor, daß man kaum das Recht hat, den Gehalt der Nährlösung (nach Beendigung der Versuche in N-freien Lösungen) als assimilierten N zu betrachten. Wenn man den im Mycel aufgefundenen Stickstoff als N-Gewinn (natürlich nach der Abziehung der N-Menge in dem Kontrollversuch) betrachtet, so sieht man, daß die Pilze, über welche bis jetzt Angaben vorliegen, nur außerordentlich wenig freien N assimilieren. Es fragt sich, ob sie es überhaupt tun, oder ob nicht noch unbekannte Fehlerquellen (z. B. aus den Kautschukverbindungen, vielleicht aus einem N-Gehalt des Glases) die unbedeutende Zunahme erklären.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. In den Kulturen von *Hypocrea rufa* auf den verdünnten Glykoselösungen (Optimum etwa bei 1,5 % Glykose) ohne Zusatz von Nährsalzen findet ein eigentümlicher Oxydationsvorgang statt, welcher sich durch eine mehr oder weniger intensive Färbung der Nährlösung kennzeichnet.

2. Zusatz von manchen Salzen wie NaCl, KCl, $CaCl^2$, $KClO^3$ und besonders $MgSO_4$ und $MgCl^2$ beschleunigt auffällig die Farbstoffbildung. Besonders günstig wirken diese Salze bei der Konzentration von 0,05 bis 0,125 Mol. Die Färbung fängt gewöhnlich mit gelblich-grün oder grün an und dann geht sie mehr oder weniger rasch ins gelb und orange über. Diese Nüancen sind als verschiedene Oxydationsstufen aufzufassen.

3. Die gefärbte Kulturlösung kann durch reduzierende Substanzen wie Natriumhydrosulfit, Wasserstoffsuperoxyd und Natriumsulfit mehr oder weniger rasch entfärbt werden. Die reduzierenden Bakterien rufen nur eine Abschwächung der Färbung hervor.

4. Ein Zusatz von N-Verbindungen beeinträchtigt mehr oder weniger stark die Farbstoffbildung.

5. In Gegenwart von Ammonsalzen der starken Mineralsäuren wird die Farbstoffbildung völlig beseitigt, was sich hauptsächlich auf die Einwirkung der bei der N-Assimilation befreiten Säuren zurückführen läßt.

6. In den Rohrzuckerlösungen gedeiht infolge Mangels eines invertierenden Enzymes *Hypocrea rufa* nur mit Ammonsalzen der starken Mineralsäuren als N-Quelle, indem der Rohrzucker durch die freiwerdende Säure hydrolysiert wird.

7. In Gegenwart von Ammonsalzen der starken Säuren wird das Wachstum des Pilzes stark beeinträchtigt, die Konidienbildung aber in den meisten Fällen vollständig verhindert. Durch Neutralisation solcher Kulturen wird die Konidienbildung ausgelöst, ebenso durch Überführung in reines Wasser oder sogar in eine Nährlösung ohne Ammonsalze.

8. Schwächer als bei Glykose wird der Pilz mit den Ammonsalzen der starken Säuren bei Lävulose beeinträchtigt. Dieser Unterschied läßt sich daraus erklären, daß bei Lävulose die Acidität der Nährlösung mit dem Wachstum des Pilzes weniger rasch zunimmt als bei der Glykose.

9. Mit den Nitraten der Alkalimetalle gedeiht der Pilz gut unter Bildung von mehr oder weniger rein gelb-gefärbten Konidien, indem die Nährlösung eine alkalische Reaktion annimmt. Die Nitrate werden zu Nitriten reduziert.

10. Die Nitrite werden auch durch *Hypocrea* als N-Quelle verarbeitet, wobei die Reaktion der Lösung alkalisch wird. Bei Nitriten im Dunkeln wird die Konidienbildung verhindert. Nur bei Lävulose und Nitrit geht im Dunkeln eine schwache Konidienbildung vor sich. Im Licht bilden sich reichlich Konidien auch in Gegenwart von Nitriten. Das Licht wirkt hier wahrscheinlich indirekt, indem es die Bildung der org. Säuren in der Nährlösung herabsetzt.

11. Trockengewichte mit Nitraten und Nitriten fallen besser aus als mit Ammonsalzen der starken Säuren, weil bei Gegenwart der ersteren die Reaktion der Nährlösung besser reguliert wird.

12. Bei der gleichzeitigen Darbietung von einem Ammonsalz und Nitrat wird nur das erste angegriffeu.

13. In Gegenwart von einem organischen und anorganischen Ammonsalzen findet keine Ansammlung der Mineralsäure statt. Man kann daher in einer Rohrzuckerlösung mit NH_4NO_3 das Wachstum dadurch verhindern, daß man zu der Lösung etwas Ammontartrat zusetzt, welches übrigens eine vorzügliche N-Quelle für *Hypocrea* darstellt.

14. Die Kulturen von *Hypocrea*, welche in einem von N-Verbindungen geschützten Raum auf den N-freien Nährlösungen wuchsen, lassen eine kleine Anreicherung an Stickstoff wahrnehmen. Es ist aber unsicher, ob hier eine Assimilation von freiem Stickstoff wirklich stattfindet.

15. Ein Zusatz von kleinen Mengen N in Form von K-Humat oder NH_4NO_3 steigert nicht den N-Gewinn der Kulturen.

16. Es wird wahrscheinlich aus dem K-Humat ein kleiner Teil von Stickstoff durch den Pilz aufgenommen.



Inhalt

des vorliegenden 5. Heftes, Band XLVIII.

Seite







